

UNIVERSIDAD DE PINAR DEL RÍO
“HERMANOS SAÍZ MONTES DE OCA”
FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES Y AGROPECUARIAS
DEPARTAMENTO FORESTAL

**DINÁMICA FUNCIONAL DEL BOSQUE SEMIDECIDUO MICRÓFILO EN LA
RESERVA ECOLÓGICA SIBONEY JUTICÍ, ZONA NÚCLEO DE LA RESERVA DE LA
BIOSFERA BACONAO**

Tesis presentada en opción al grado científico de Doctor en Ciencias Forestales

ARTURO SALMERÓN LÓPEZ

Pinar del Río

2016

UNIVERSIDAD DE PINAR DEL RÍO
“HERMANOS SAÍZ MONTES DE OCA”
FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES Y AGROPECUARIAS
DEPARTAMENTO FORESTAL

**DINÁMICA FUNCIONAL DEL BOSQUE SEMIDECIDUO MICRÓFILO EN LA
RESERVA ECOLÓGICA SIBONEY JUTICÍ, ZONA NÚCLEO DE LA RESERVA DE LA
BIOSFERA BACONAO**

Tesis presentada en opción al grado científico de Doctor en Ciencias Forestales

Autor: Lic. Arturo Salmerón López

Tutor: Dr. C. Gretel Geada López

Pinar del Río

2016

DEDICATORIA

A la memoria de mi padre.....

A mi madre...

A mis hijos...

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo no es resultado solo del esfuerzo de su autor.

Muchas manos y corazones han tenido que ver con lo mejor que en él pueda lograrse.

A mi compañera, Mileidis Pi, agradezco su empeño, paciencia, dedicación, y soporte moral en los días del trabajo de campo y durante todo el proceso posterior, sin cuya asistencia material y espiritual no hubiera podido culminar. La primera página debería tener tu nombre como saben bien tus (y mis) hermanas que también están incluidas, como el resto de la familia, en esta parte del mensaje.

A la Dr. C. Gretel Geada, mi tutora. Gracias por confiar y por todas sus indispensables orientaciones, por su colaboración en todo momento, más allá de los aspectos puramente formales del proceso.

A mis compañeros de trabajo Luis Orlando Álvarez, Arianna González, María del Carmen Fagilde, Rosa Gutiérrez, Roxana Cruz, al resto de los compañeros de la subdirección de Áreas Protegidas y de la estación de Siboney, incluidos los que ya no están allí, por todo el apoyo para el trabajo. Ustedes son todos coautores de alguna manera.

A mis compañeros de BIOECO que han apoyado la parte final del proceso, para que pueda concluirse y cuya lista sería interminable, todos ustedes siéntanse mencionados aquí.

A los compañeros del Departamento Forestal y el de Botánica, en la UPR, que me han alentado en cada momento y cuyas orientaciones han sido de un valor inestimable.

A Eduardo Ramírez, por su confianza y su decisión de apoyar en el momento crucial.

Finalmente..., a mi madre y mis hijos, por todo el tiempo que no les he dedicado, por toda la paciencia, por toda la comprensión, por todo el apoyo espiritual, por confiar siempre.

LISTA DE LAS ESPECIES CITADAS EN EL DOCUMENTO

Apocynaceae

Plumeria obtusa L.

Rauvolfia ligustrina Willd. ex Roem. & Schult.

Bignoniaceae

Tabebuia myrtifolia (Griseb.) Britton var. *myrtifolia*

Tecoma stans (L.) Juss. ex Kunth

Boraginaceae

Bouyeria virgata (Sw.) G. Don

Cordia gascanthus L.

Burseraceae

Bursera simaruba (L.) Sargent.

Celastraceae

Crossopetalum rhacoma Crantz

Ebenaceae

Diospyros grisebachii (Hiern.) Standl.

Erythroxylaceae

Erythroxylum havanense Jacq. var. *havanense*

Erythroxylum rotundifolium Lunan

Euphorbiaceae

Adelia ricinella L.

Croton lucidus L.

Gymnanthes lucida Sw.

Heterosavia bahamensis (Britton) Petra Hoffm.

Picrodendron baccatum (L.) Krug & Urb. ex Urb.

Lamiaceae

Pseudocarpidium avicennioides (A. Rich.) Millsp.

Pseudocarpidium ilicifolium (A. Rich.) Millsp.

Leguminosae (Fabaceae)

Senna atomaria (L.) H. S. Irwin & Barneby

Vachellia macracantha (Humb. et Bonpl. ex Willd.) Seigler & Ebinger

Coulteria linnaei (Griseb.) Acev.-Rodr

Malvaceae

Melochia tomentosa L.

Myrtaceae

Eugenia cowelli Britton & P. Wilson

Eugenia iteophylla Krug & Urb

Eugenia monticola (Sw.) DC.

Polygonaceae

Coccoloba diversifolia Jacq.

Rhamnaceae

Colubrina elliptica (Sw.) Brizicky & W. L. Stern

Rubiaceae

Erithalis fruticosa L.

Exostema caribaeum (Jacq.) Roem. & Schult

Guettarda elliptica Sw.

Guettarda cueroensis Britton

Randia aculeata L.

Rutaceae

Amyris elemifera L.

Zanthoxylum fagara (L.) Sarg.

Zanthoxylum pistaciifolium Griseb.

Salicaceae

Banara minutiflora (A. Rich.) Sleumer

Sapindaceae

Thouinia trifoliata Poit.

Sapotaceae

Sideroxylon salicifolium (L.) Lam.

Verbenaceae

Citharexylum spinosum L.

SÍNTESIS

Se determinó la existencia de tres tipos funcionales de plantas según su respuesta a perturbaciones en el Bosque semideciduo micrófilo (cobertoras, colonizadoras y estabilizadoras) atendiendo a rasgos funcionales de las especies: tolerancia a la sombra, demanda de luz, tipo de fruto, dispersión de las semillas y abundancia relativa en sitios diferentemente perturbados. Se propuso e implementó un índice para estimar la diversidad funcional, que considera la redundancia entre especies. Los sitios poco y medianamente perturbados tienen mayor diversidad funcional que los muy perturbados y mayor posibilidad de responder a las perturbaciones. La estructura regenerativa de las especies y los tipos funcionales es muy pobre en el 76,9% de los casos. Existen interacciones de facilitación y competencia entre plantas, cuya magnitud y sentido se evaluó con un indicador propuesto en este estudio, y se demuestra que varían entre tipos funcionales, especies, estados regenerativos y niveles de perturbación. Se determinan ecuaciones de cambio para los tipos funcionales y sus estados regenerativos que se introducen en un modelo funcional en dinámica de sistemas, considerando la no linealidad de las interacciones entre individuos, especies y tipos funcionales. Se simuló la respuesta del sistema a perturbaciones medias y elevadas, observándose correspondencia con el comportamiento del sistema real. Se comprueba que la composición y estructura de los tipos funcionales bajo diferentes perturbaciones, condicionan la dinámica postperturbación y se realizan recomendaciones para mejorar la integridad del bosque en la reserva.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN	1
CAPÍTULO 1. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA	8
1.1 Tipos funcionales y respuestas a las perturbaciones	8
1.1.2 Redundancia funcional	11
1.2 Biodiversidad y diversidad funcional	12
1.3 Estructura regenerativa	15
1.3.1 Estructura regenerativa y tipos funcionales	18
1.4 Interacciones entre las plantas	18
1.4.1 Interacciones entre tipos funcionales	22
1.5 Modelo funcional dinámico	23
CAPÍTULO 2. MATERIALES Y MÉTODOS	29
2.1 Tipos funcionales de respuesta a las perturbaciones	29
2.1.1 Niveles de perturbaciones en el Bosque semideciduo micrófilo	29
2.1.2 Caracterización de los rasgos funcionales de las especies	30
2.1.3 Determinación de los tipos funcionales	32
2.2 Diversidad funcional	34
2.2.1 Definición del Índice para la estimación de la diversidad funcional	34
2.2.2 Evaluación del índice en el Bosque semideciduo micrófilo	35
2.3 Estructura regenerativa	35
2.3.1 Definición del estado regenerativo	35
2.3.2 Evaluación de la calidad de la regeneración	36
2.4 Interacciones	37
2.4.1 Verificación de las interacciones	37
2.4.2 Definición de un indicador para evaluar el efecto de la interacción	38

2.4.3 Evaluación del efecto de las interacciones	39
2.5 Modelo funcional del bosque	39
2.5.1 Modelo matricial y ecuaciones de cambio	39
2.5.2 Modelo en dinámica de sistemas	40
CAPÍTULO 3.RESULTADOS Y DISCUSIÓN	41
3.1 Tipos funcionales de respuesta a las perturbaciones en el Bosque semideciduo micrófilo	41
3.1.1 Niveles de perturbación	41
3.1.2 Caracterización de los rasgos funcionales	43
3.1.3 Tipos funcionales de respuesta a las perturbaciones	44
3.2 Diversidad funcional en el Bosque semideciduo micrófilo	50
3.2.1 Índice para la diversidad funcional	50
3.2.2 Diversidad funcional en ecótopos de Bosque semideciduo micrófilo	56
3.3 Estructura regenerativa	60
3.3.1 Estructura regenerativa y tipos funcionales	62
3.4 Interacciones	67
3.4.1 Indicador para el balance relativo de las interacciones	68
3.4.2 Balance relativo de las interacciones en el Bosque semideciduo micrófilo	70
3.5 Modelo funcional del Bosque semideciduo micrófilo	76
3.5.1 Modelo matricial para el Bosque semideciduo micrófilo	77
3.5.2 Modelo funcional para el Bosque semideciduo micrófilo	85
3.6 Tratamientos recomendados para el Bosque semideciduo micrófilo	94
CONCLUSIONES	97
RECOMENDACIONES	98

INTRODUCCIÓN

La necesidad de un enfoque de sistemas para la conservación y gestión de la biodiversidad, que tenga en cuenta la complejidad de los sistemas ecológicos, cualesquiera sean las entidades jerárquicas consideradas en sus componentes, ha sido expuesta por varios autores. (Kay, 1994; De Leo y Levin, 1997; Galicia y Zarco, 2002). Algunos de estos autores refieren la “Integridad” de los sistemas ecológicos como una propiedad cuyo estudio resulta indispensable para este enfoque. Por tanto, la investigación básica debe dirigirse a cómo caracterizar las relaciones entre las propiedades estructurales de los ecosistemas, su funcionamiento y cuantificación para el avance de las ciencias del manejo de los recursos naturales.

El estudio de un sistema ecológico, si se pretende realizar un análisis posterior sobre su integridad, debe considerar tres dimensiones: su composición, su estructura y las interacciones entre sus componentes (funcionamiento). En cada caso es indispensable que los indicadores o índices que se escojan para caracterizar estos atributos del sistema, estén relacionadas con el objetivo funcional en el que se enfoca el estudio (Galicia y Zarco, 2002). En este sentido la comunidad científica se ha concentrado en estudios sobre estructura y composición de comunidades o ecosistemas (Margalef, 1977; Rodríguez, 1999; Moreno, 2001; Feinsinger, 2003; Sagar y Singh, 2005; Navarro *et al.*, 2006; Kolehmainen y Mutikainen, 2007), sin embargo, los estudios sobre las interacciones entre especies y grupos funcionales son muy limitados (Uriarte *et al.*, 2010; Paine *et al.*, 2010) lo cual limita además el éxito de estrategias y planes de manejo (Kay, 1994; Galicia y Zarco, 2002; CNAP, 2008).

En Cuba varios documentos estratégicos nacionales relacionados con los bosques (Salabarría, *et al.*, 2009; Herrero *et al.*, 2004) identifican la necesidad de diseño de modelos sostenibles para las áreas agrícolas y forestales, a partir de la investigación básica para lograr el efectivo manejo de los recursos, en especial dentro del sistema de áreas protegidas.

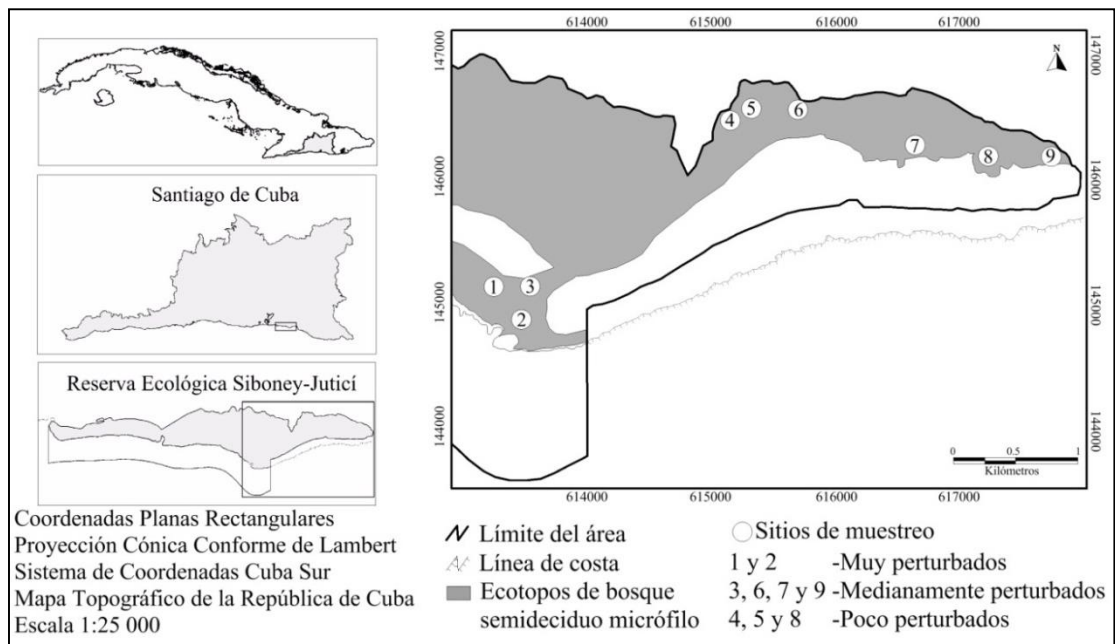
La Reserva de la Biosfera Baconao (RBB) fue aprobada por UNESCO en 1987 y en 2001 fue aprobada como Área Protegida de Recursos Manejados (APRM) en el Sistema Nacional de Áreas Protegidas de Cuba (Salmerón y Álvarez, 2013). Dentro de la RBB se localizan cinco zonas núcleo de conservación, dos en las partes más elevadas de la zona montañosa y tres que cubren sectores del borde costero: la Reserva Natural El Retiro y las Reservas Ecológicas Hatibonico y Siboney Juticí (Figura 1a).

Una de sus prioridades de conservación en la RBB lo constituye el Bosque semideciduo micrófilo que se encuentra sometido a diferentes presiones antrópicas por la realización de actividades agrícolas, pecuarias y de otra índole, mal manejadas por parte de empresas estatales, cooperativas y usufructuarios. Estas actividades están alterando la composición de la biodiversidad, la capacidad de regeneración y las interacciones inherentes a los ecosistemas presentes en estos ecótopos (Salmerón y Álvarez, 2013).

La Reserva Ecológica Siboney Juticí se localiza en el borde costero de la región oriental de Cuba (Figura 1b), al sureste de Santiago de Cuba. Posee una superficie total de 1 854 ha, de los cuales, aproximadamente 1 050 ha son terrestres (González *et al.*, 2013). La ordenación forestal de la reserva contempla tres lotes y 49 rodales en los que ha sido dividido el patrimonio forestal del área, los cuales conforme a lo establecido en la Ley No.



1a. Área Protegida de Recursos Manejados Reserva de la Biosfera Baconao y sus zonas núcleo.
Fuente: Salmerón y Álvarez (2013).



1b. Reserva Ecológica Siboney Jutici.

Figura 1. El Área Protegida de Recursos Manejados “Reserva de la Biosfera Baconao” y la zona núcleo de conservación Reserva Ecológica Siboney Jutici en su borde costero.

85 (Ley Forestal) refieren a Bosque de Manejo Especial (Alvarez, 2015). En estos bosques no se admiten talas de explotación, solo se pueden realizar cortas de mejoras, que reafirmen sus funciones principales en estricta correspondencia con el plan de manejo elaborado y aprobado. Además, esta reserva desempeña un rol importante en la conservación del Bosque semideciduo micrófilo en toda la RBB.

La constitución geológica en la reserva es fundamentalmente de calizas cuaternarias (formaciones Maya y La Cruz) fuertemente carsificadas y escalonadas hacia el Sur en terrazas marinas bien diferenciadas. Las precipitaciones en el territorio de la reserva no sobrepasan los 800 mm anuales. En las partes más altas de estas terrazas, así como en las depresiones donde se acumulan depósitos de arcillas resultantes de la decalcificación, se establece el Bosque semideciduo micrófilo (Reyes y Acosta, 2005) que ocupa más del 70% de la superficie terrestre de la Reserva Ecológica, constituido por *Bursera simaruba*, *Colubrina elliptica*, *Senna atomaria*, *Coccoloba diversifolia*, *Amyris elemifera*, *Vachellia macracantha*, *Piccodendrum baccatun*, *Sideroxylon salicifolium*, *Croton lucidus*, *Eugenia sp.*, *Gymnanthes lucida*, *Erythroxylum rotundifolium*, *Tecoma stans*, *Exostema caribaeum*, *Guetarda elíptica*, *Randia aculeata*, entre otras, en los estratos arbóreo y arbustivo (González *et al.*, 2013).

En los estudios de Reyes y Acosta (2005) y Figueredo *et al.* (2011) se observa que los ecótopos de Bosque semideciduo micrófilo comparten especies, sin embargo no se hace alusión a la abundancia de las mismas en los diferentes hábitats. En ninguno de los casos se definen tipos funcionales, ni se comparan niveles de perturbación natural o antrópica (Reyes y Acosta, 2003; Figueredo *et al.*, 2011). Por otra parte, en el Plan de Manejo para la Reserva Ecológica Siboney Juticí, para el periodo 2013 - 2017, se define como objeto

focal de conservación al Bosque semideciduo micrófilo presente en la reserva (González *et al.*, 2013), y se reportan entre las presiones al mismo, las siguientes: tala selectiva para leña o postes, pastoreo ocasional de ovinos y caprinos, invasión de especies exóticas de la flora y chapea para la recolección de hierbas.

Se reconoce que en la reserva se realizaron actividades hace más de 40 años cuyos efectos persisten, como el establecimiento de cultivos y la fabricación de carbón, y se identifican áreas intensamente degradadas durante largos periodos con dificultades para su recuperación (González *et al.*, 2013). Como consecuencia de estas perturbaciones se han producido cambios de la cobertura vegetal en los ecótopos correspondientes al Bosque semideciduo micrófilo de la reserva (Reyes y Acosta, 2005) con la consiguiente pérdida de su Integridad. Asimismo, en algunos sectores de estos ecótopos se mantiene un nivel de perturbaciones antrópicas (González *et al.*, 2013), mientras que en otros sectores, aunque algunas de estas perturbaciones han cesado, no se logra la recuperación natural a estados similares a aquellos donde esas perturbaciones no se produjeron.

Los argumentos antes expuestos conducen a que se exponga el siguiente **problema científico**: ¿Qué cambios pueden esperarse en la composición y estructura de los tipos funcionales que condicionan la dinámica no lineal de recuperación, en los ecótopos de Bosque semideciduo micrófilo presentes en la Reserva Ecológica Siboney Juticí, a partir de diferentes niveles de perturbación?, para lo cual el **objeto de la investigación** es el Bosque semideciduo micrófilo de la Reserva Ecológica Siboney Juticí.

Sobre la base de los elementos expuestos se formula la siguiente **hipótesis**: en el Bosque semideciduo micrófilo de la Reserva Ecológica Siboney Juticí pueden definirse tipos funcionales de

plantas, cuya diversidad funcional, estructura regenerativa e interacciones, condicionan la dinámica no lineal de los estados postperturbación en ese ecosistema.

El **objetivo general** es simular los cambios en la dinámica no lineal del Bosque semideciduo micrófilo a partir de los indicadores de composición, estructura e interacciones inherentes a los niveles de perturbación presentes en sus ecótopos, para la recomendación de tratamientos que mejoren la integridad ecológica del bosque, a través de los **objetivos específicos** siguientes:

- Determinar los indicadores para la diversidad funcional y las interacciones que condicionan la dinámica postperturbación del Bosque semideciduo micrófilo.
- Evaluar los indicadores propuestos y la estructura regenerativa en sitios sometidos a diferentes niveles de perturbación en ecótopos de Bosque semideciduo micrófilo.
- Diseñar un modelo funcional de la dinámica no lineal del Bosque semideciduo micrófilo en la reserva, que permita simular los posibles cambios del sistema bajo diferentes escenarios de perturbaciones.

La **novedad científica** radica en la definición de los tipos funcionales de respuesta a las perturbaciones en el Bosque semideciduo micrófilo.

Propuesta de un nuevo índice para calcular la diversidad funcional que considera la redundancia de las especies al interior de esos tipos funcionales y de una alternativa para evaluar el efecto de las interacciones.

Aplicación de nociones de la teoría de los sistemas no lineales al estudio de la dinámica del bosque y formalización de la información en este sentido, para elaborar un modelo funcional que atiende, tanto a la concepción holística del sistema (composición,

estructura e interacciones), como individual para los elementos funcionales que lo integran (tipos funcionales).

Simulación de los procesos que condicionan la dinámica del bosque atendiendo a su comportamiento no lineal y verificación de los estados hacia los que puede evolucionar el sistema tras la ocurrencia de perturbaciones.

Aporte teórico: propuesta de un nuevo índice para evaluar la diversidad funcional considerando la redundancia funcional.

Propuesta de un indicador para las interacciones cuya evaluación permite no solo definir la existencia de la facilitación, sino precisar cuándo esta cambia a competencia y evaluar la magnitud relativa del efecto de ambas.

Elaboración de un modelo funcional para la dinámica de las especies y los tipos funcionales, considerando la estructura regenerativa y el comportamiento no lineal de las interacciones.

Aporte práctico: recomendación de tratamientos para mejorar la integridad ecológica del Bosque semideciduo micrófilo en la reserva, basados en la simulación del comportamiento no lineal del sistema en respuesta a perturbaciones antrópicas. Con la información obtenida se enriquecen los programas de Investigación y monitoreo, restauración y uso sostenible de los recursos forestales dentro del Plan de Manejo de la Reserva Ecológica Siboney Juticí y del APRM Reserva de la Biosfera Baconao.

CAPÍTULO 1. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

1.1 Tipos funcionales y respuestas a las perturbaciones

Los tipos funcionales de plantas son conjuntos de especies que muestran respuestas similares al ambiente y efectos similares en el funcionamiento de los ecosistemas (Díaz y Cabido, 2001; Díaz *et al.*, 2011). No existe una clasificación universal de tipos funcionales, la clasificación dependerá, no de relaciones filogenéticas, sino del objetivo del estudio, de su escala y de los procesos ecológicos o ambientales de interés (Lavorel, 1999; Díaz y Cabido, 2001). Los rasgos funcionales de las plantas han sido reconocidos como poderosos conductores de los procesos ecosistémicos (Díaz y Cabido, 2001; Díaz *et al.*, 2011; Bürgi, 2004; Gillison *et al.*, 2013; Verheijen *et al.*, 2015). Los tipos funcionales de plantas han constituido una valiosa herramienta para el diagnóstico de procesos asociados a las perturbaciones (Venancio y Ribeiro, 2002; Gondard *et al.*, 2003; Bonet, 2004; Gillison *et al.*, 2013) y para la elaboración y monitoreo, a largo plazo, de estrategias de manejo de ecosistemas y prácticas específicas de restauración (Gondard *et al.*, 2003; Hongguang *et al.*, 2004; Howorth y Pendry, 2006; Kooyman y Rossetto, 2008).

Según Matos (2006) existe un grupo de especies, a las que denomina dinamogenéticas, que constituyen la mayor parte de la vegetación, tienen la mayor cobertura y producen cambios que propician el avance de la sucesión. Estas especies pueden colonizar, dominar y transformar las diferentes etapas sucesionales (Matos, 2006). De acuerdo con lo

anterior, las especies dinamogénicas deben estar entre aquellas que presentan los mayores valores de abundancia en el bosque.

Entre otras características referidas por Matos (2006) para las especies dinamogénicas se encuentran: comportamiento social caracterizado por la formación de agregados entre ellas y con otras especies; capacidad para contribuir significativamente a la estructura de la vegetación; generalmente suelen alterar los equilibrios físicos haciendo avanzar la sucesión en dirección a los ecosistemas primarios, lo que se puede entender como el avance del sistema en la dirección de los estados climáx. A partir de estos planteamientos, es posible afirmar que las especies dinamogénicas son, en lo fundamental, las que condicionan la dinámica postperturbación en el sistema.

La mayoría de los estudios consultados sobre el análisis de niveles de perturbación en la vegetación, solo realizan consideraciones cualitativas clasificando los sitios en no perturbados, moderadamente perturbados y perturbados (Williams-Linera, 2002; Mishra *et al.*, 2004; Sahu *et al.*, 2008; Williams-Linera y Lorea, 2009). Bhuyan *et al.* (2003) utiliza como criterio para evaluar el nivel de perturbación un índice dado por la relación entre las áreas basales de árboles cortados y del total de árboles.

Algunos autores (Garibaldi, 2008; Jiménez, 2012) han estudiado los efectos de las perturbaciones sobre la estructura y composición del bosque considerando como fuente de esta: tala selectiva; extracción de leña y productos forestales no maderables; claros por efecto del viento y caída de árboles, y afectación total por caminos. Por otro lado, Aguirre (2013) realiza un análisis del estado de conservación del bosque seco teniendo en cuenta no las fuente de las perturbaciones, sino los efectos de estas (sin distinguirlas) en el bosque.

Aunque se ha llegado a considerar hasta 14 variables para la diferenciación (Delgado, 2012) la mayoría de los trabajos dirigidos a la definición de tipos funcionales no sobrepasan los cinco (Kooyman y Rossetto, 2008; Makana y Thomas, 2006; Howort y Pendry, 2006; Gondard *et al.*, 2003). De igual forma, aunque se ha llegado a definir hasta ocho tipos (Delgado, 2012) la mayoría de los estudios no sobrepasan cuatro grupos funcionales (Makana y Thomas, 2006; Howort y Pendry, 2006).

Entre los rasgos utilizados para la determinación de tipos funcionales de respuesta a las perturbaciones se encuentran: la abundancia en sitios desigualmente perturbados (Lavorel, 1999; Venancio y Ribeiro, 2002; Gondard *et al.*, 2003), la tolerancia a la sombra y la demanda de luz (Venancio y Ribeiro, 2002; Howort y Pendry, 2006; Makana y Thomas, 2006), la forma de dispersión de las semillas (Howort y Pendry, 2006; Kooyman y Rossetto, 2008) y el tipo de frutos (Kooyman y Rossetto, 2008; Delgado, 2012).

Lavorel (1999) establece que la dinámica postperturbación implica cambios en la abundancia de los “grupos de respuesta” a las perturbaciones. Venancio y Ribeiro (2002) clasifican las especies arbustivas y arbóreas, según categorías sucesionales en: pioneras, secundarias iniciales y secundarias tardías. Realizan además, un análisis sobre la abundancia en función del tamaño del claro. Gondard *et al.* (2003) exponen una metodología de cinco pasos para la selección de grupos funcionales de respuesta que, en general, considera cambios en la composición de especies entre las diferentes formas de vida, en respuesta a los niveles de perturbación.

El estudio de Makana y Thomas (2006) realiza la siguiente distinción: pioneras, demandantes de luz, tolerantes a la sombra, y árboles y arbustos del sotobosque. Delgado (2012) considera que no todas las especies pioneras se encuentran siempre

presentes en las perturbaciones que generan claros en la vegetación y que la presencia de especies pioneras, está relacionada con las dimensiones de los claros y el tipo de perturbación que ha tenido lugar.

Uriarte *et al.* (2010) exponen que la estructura de los rasgos funcionales en comunidades arbóreas difiere considerablemente entre grupos sucesionales de especies pioneras, secundarias y tardías y que la similitud de estos rasgos es mayor al interior de comunidades tardías sucesionalmente.

1.1.2 Redundancia funcional

Dos o más especies son consideradas redundantes con respecto a un proceso del ecosistema cuando la desaparición de una o más de esas especies no afecta ese proceso del ecosistema significativamente. A su vez, las especies que se clasifiquen dentro de un mismo tipo funcional se consideran, por lo tanto, funcionalmente redundantes.

La redundancia incrementa la posibilidad del sistema de mantener su funcionamiento (y las interacciones entre los tipos funcionales) en caso de pérdidas de especies. Mientras más grande el número de especies funcionalmente similares en una comunidad, mayor la probabilidad de que por lo menos algunas de estas especies, que sobrevivan a los cambios en el ambiente, mantengan las propiedades del ecosistema (Díaz y Cabido, 2001).

La redundancia funcional está directamente relacionada con la resiliencia de los ecosistemas y asegura al sistema para su automantenimiento en un régimen cambiante de condiciones ambientales (Thompson, 2009). El manejo de los ecosistemas dirigido al mantenimiento de su redundancia funcional, es una garantía para el mantenimiento de la complejidad estructural ecosistémica (Petchey y Gaston, 2009) y por lo tanto para

asegurar la integridad ecológica de los mismos. Cualquier índice para evaluar la diversidad funcional que se proponga debe, en nuestro caso, ser sensible a variaciones de la redundancia funcional.

1.2 Biodiversidad y diversidad funcional

Numerosos índices han sido utilizados para evaluar diferentes aspectos de la diversidad biológica (Ecuaciones 1,2 y 3). Entre los más usados se encuentra el de Shannon Weaver (H) y el de Simpson (λ) (Margalef, 1977; Rodríguez, 1999; Moreno, 2001; Feinsinger, 2003). El índice de Simpson es un índice de dominancia más que de diversidad (Moreno, 2001). Este índice representa la probabilidad de que dos individuos escogidos al azar pertenezcan a la misma especie y su inverso se considera como un buen indicador de diversidad.

$$H = -\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i \quad (1) \quad \lambda = \sum_{i=1}^S p_i^2 \quad (2) \quad C_{inv} = \frac{1}{\sum_{i=1}^S p_i^2} \quad (3)$$

donde $p_i = \frac{n_i}{N}$, n_i es el número de individuos en la especie i y N es el número total de individuos.

Feinsinger (2003) refiere el índice inverso de Simpson como un índice más sensible a la igualdad. Expone además que, aunque en los estudios de campo se ha utilizado H con mucha más frecuencia, durante años tanto ecólogos como matemáticos han señalado que C_{inv} es una mejor elección, no solo porque es más rápido de calcular, sino porque es más fácil de interpretar (Feinsinger, 2003).

Si se tiene en cuenta la necesidad de que la diversidad esté relacionada con el objetivo funcional del sistema en el que se enfoca el estudio, entonces debe referirse a la diversidad funcional, es decir, de la cantidad de elementos funcionales en relación con el

cumplimiento del objetivo funcional del sistema (Díaz y Cabido, 2001; Poiani, 2003; Vides, 2003)

La diversidad funcional ha emergido como un aspecto de importancia crucial en los procesos ecosistémicos y existe un consenso respecto a que el efecto de la diversidad en estos, se debe más a los rasgos funcionales de las especies que al número de especies *per se* (Díaz y Cabido, 2001; Quétier *et al.*, 2008; Díaz *et al.*, 2011).

Para varios autores, un índice de diversidad funcional debe ser insensible al método de construcción de grupos funcionales y al número de especies, y no variar cuando una especie es sustituida por otras dos con el mismo valor funcional y cuyos números de individuos sumados equivalen al número de individuos de la especie desaparecida (Mason *et al.*, 2003; Leps *et al.*, 2006; Casanoves *et al.*, 2008 y 2011; Mouchet *et al.*, 2010). No obstante varios estudios han analizado las diferencias en la composición de especies al interior de los tipos funcionales (Petchey y Gaston, 2009; Fyllas *et al.*, 2012; Gillison *et al.*, 2013)

Los índices para evaluar la diversidad funcional tienen un potencial extraordinario para revelar los procesos que estructuran las comunidades biológicas y han sido agrupados en tres categorías, cada una de las cuales responde a un aspecto de la diversidad funcional: riqueza funcional, uniformidad funcional y divergencia funcional (Mouchet *et al.*, 2010).

El índice de Rao de biodiversidad, adaptado para la diversidad funcional con el uso de rasgos de las especies para evaluar la variabilidad entre ellas, constituye una forma generalizada del índice de Simpson de diversidad. Si la proporción de la i -ésima especie en una comunidad es p_i y la diferencia entre las especies i y j es d_{ij} , el coeficiente Rao (Leps *et al.*, 2008) tiene la forma que se muestra en la ecuación (4). Si para cualquier par

de especies de la comunidad $d_{ij} = 1$, entonces el índice Rao se transforma en el índice Simpson de biodiversidad, expresado como 1 menos el índice de Simpson de dominancia.

$$FD = \sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^s d_{ij} p_i p_j \quad (4)$$

Donde s es el número de especies y d_{ij} varía de cero (las especies tienen absolutamente el mismo valor funcional) a 1 (tienen rasgos funcionales completamente diferentes).

Casanoves *et al.* (2011) realizan un breve análisis de varios de estos, entre ellos el índice FAD modificado (MFAD).

$$MFAD = \frac{\sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N d_{ij}}{N} \quad (5)$$

Donde N es el número de unidades funcionales resultantes de combinar especies con similares valores en los rasgos funcionales considerados. Este índice agrupa las especies en tipos funcionales, sin diferenciar entre especies al interior de los tipos funcionales.

A pesar de la coincidencia de numerosos autores sobre la incidencia de la diversidad funcional en los procesos ecosistémicos (Díaz y Cabido, 2001; Quétier *et al.*, 2008; Petchey y Gaston, 2009; Thompson *et al.*, 2009; Díaz *et al.*, 2011; Gillison *et al.*, 2013) y de la abundante información sobre métodos para evaluar la diversidad funcional (Mason *et al.*, 2003; Leps *et al.*, 2006; Casanoves *et al.*, 2008 y 2011; Mouchet *et al.*, 2010), la mayoría de los estudios se limitan a la caracterización de rasgos funcionales y cuando más definen tipos funcionales de plantas, sin realizar análisis de la diversidad funcional (Lavorel, 1999; Gondard *et al.*, 2003; Bonet, 2004; Howorth y Pendry, 2006; Makana y Thomas, 2006; Kooyman y Rossetto, 2008; Uriarte, 2010; Delgado, 2012; Fyllas *et al.*, 2012) o analizan esta como riqueza de tipos funcionales (Petchey y Gaston, 2009; Gillison *et al.*, 2013).

En este trabajo se pretende desarrollar un índice que sea sensible a los cambios en la heterogeneidad taxonómica dentro de los tipos funcionales, en la dominancia de las especies dentro de estos y, por tanto, a la forma en que se distribuyen los individuos al interior de las especies y los tipos funcionales.

1.3 Estructura regenerativa

El conocimiento de cómo se estructuran y funcionan los ecosistemas de referencia, es indispensable para estimar los rangos de variación y tasas de cambio de los parámetros que se empleen para evaluar la integridad de sistemas ecológicos objeto de prácticas sostenibles de gestión (Kay, 1994; Galicia y Zarco, 2002). En el caso de las áreas protegidas, se ha considerado la estructura como uno de los atributos clave que determinan el estado de los sistemas ecológicos (Granizo *et al.*, 2006; CNAP, 2008).

Sagar y Singh (2005) consideran la estructura regenerativa referida a proporciones entre plántulas, juveniles y adultos, de las diferentes especies y expresan que la presencia de estos estados indica el éxito de la regeneración y la futura composición de la comunidad. Estos autores analizaron el impacto de las perturbaciones en los patrones de diversidad, estructura y regeneración de árboles en bosques secos tropicales de la India, y encontraron que el número total de especies representadas en los estados regenerativos, fue máximo en los sitios menos perturbaciones y mínimo en los sitios drásticamente perturbados. Su estudio arroja que tanto el nivel de las perturbaciones, como la naturaleza de las especies, influyen en la regeneración.

Pandey y Shukla (2003) para evaluar el estado de la regeneración en un bosque que denominan como “siempreverde con elementos deciduos”, en la India, estudian las proporciones entre plántulas, juveniles y adultos. El estado regenerativo es evaluado

cualitativamente de acuerdo con las proporciones entre plántulas, juveniles y adultos. En el caso de las especies leñosas (93 especies de árboles y 53 de arbustos) encontraron que una elevada proporción ($\approx 50\%$) tuvo una regeneración baja o muy baja. Estos autores exponen que el estudio de la regeneración casi siempre se realiza en la superficie del suelo y se pierde de vista la regeneración por rebrotes, así como la regeneración por banco de raíces profundas.

Por otro lado, Navarro *et al.* (2006) en bosques siempreverdes de República Dominicana, señalan como barreras a la regeneración: baja disponibilidad de propágulos; suelos pobres en nutrientes y organismos simbiotes; competencia con especies establecidas; falta de microhábitats adecuados, y limitaciones hídricas.

Bhuyan *et al.* (2003) estudian la diversidad y la estructura regenerativa de árboles en bosques tropicales húmedos siempreverdes sometidos a diferentes niveles de perturbación en la India. De las 47 especies de árboles registradas por estos autores, solo 26 presentaron regeneración. Los mayores valores del estado de la regeneración, según el criterio utilizado por estos autores, fueron encontrados en los sitios ligeramente perturbados, seguidos de los medianamente y los no perturbados. En los sitios altamente perturbados no se observó regeneración.

Martin *et al.* (2004) midieron y compararon el número de árboles maduros, juveniles y plántulas en dos bosques maduros y dos bosques secundarios derivados del abandono de actividades agrícolas en la cordillera central de República Dominicana. Estos autores basándose en el número de individuos (abundancia relativa) de cada grupo afirman que la regeneración es más efectiva en los bosques maduros que en los bosques secundarios.

Makana y Thomas (2006) estudian en el Congo la regeneración de especies de árboles maderables sometidas a explotación en áreas bajo diferentes regímenes de manejo forestal, considerando como regeneración el número de plántulas y juveniles de las especies. Estos autores encontraron que la regeneración de especies de valor maderable fue aproximadamente 10 veces mayor en la vegetación secundaria joven que en la vegetación primaria, a pesar de las actividades previas de tala. Cusack y Montagnini (2004) estudian la regeneración de especies de árboles maderables en tres plantaciones forestales de Costa Rica, y su posible relación con el grado de aperturas del dosel superior, refieren que los sitios con nivel medio de apertura en el dosel presentaron mayor regeneración que los de bajo o elevado nivel de apertura.

La estructura regenerativa de una población en diferentes etapas (plántulas, juveniles, adultos maduros, por ejemplo) puede ser utilizada para evaluar la viabilidad demográfica y la manera en que las etapas de una población responden a los factores ambientales y perturbaciones (Kolehmainen y Mutikainen, 2007). Tres tipos de poblaciones pueden ser diferenciados sobre la base de esta estructura: poblaciones dinámicas, caracterizadas por una elevada proporción de plántulas y juveniles; poblaciones estables, caracterizadas por una mayor proporción de individuos adultos maduros respecto a los juveniles y plántulas, y poblaciones regresivas, caracterizadas por el dominio de individuos adultos y el reclutamiento de nuevos individuos es impedido por alguna causa. No obstante, una evaluación de la viabilidad de una población basada en un censo demográfico simple no detecta las dinámicas temporales (Kolehmainen y Mutikainen, 2007), por lo que se debe ser cauteloso al realizar afirmaciones sobre la viabilidad solo a partir de tales censos.

1.3.1 Estructura regenerativa y tipos funcionales

Algunos autores han relacionado los estudios de la estructura regenerativa con las características funcionales de las especies (Makana y Thomas, 2006), lo que evidencia que los rasgos funcionales de las especies influyen en la presencia y abundancia de los estados regenerativos en áreas sometidas a diferentes rangos de perturbaciones.

En esta investigación se pretende conocer la estructura referida a la distribución en rangos de edades atendiendo al estado regenerativo, como plántulas, juveniles o adultos, para los tipos funcionales de respuesta a las perturbaciones en áreas sometidas a diferentes niveles de perturbación en el Bosque semideciduo micrófilo de la Reserva Ecológica Siboney Juticí.

1.4 Interacciones entre las plantas

El rol de las interacciones planta – planta como moduladoras de la estructura y de la dinámica de la comunidad vegetal ha sido ampliamente establecido (Gómez – Aparicio, 2004; Zamora *et al.*, 2004; Armas y Pugnaire, 2005; Schiffrers y Tielbörger, 2006; Valladares *et al.*, 2008; Maestre, *et al.*, 2010; McCluney *et al.*, 2012). La consideración explícita de los cambios concurrentes entre las especies tolerantes al estrés y las especies competitivas, refuerzan la capacidad para explicar los patrones de diversidad con respecto a la severidad ambiental (Michalet *et al.*, 2006).

El establecimiento de la facilitación como un concepto independiente ha determinado un progreso sustancial en el entendimiento sobre las interacciones en los sistemas ecológicos (Callaway, 1995, Callaway y Walker, 1997; Bruno *et al.*, 2003; Lortie *et al.*, 2004; Baumeister y Callaway, 2006; Brooker y Callaway, 2009). De hecho, en la vasta literatura disponible sobre interacciones planta – planta se refieren dos tipos básicos:

facilitación y competencia (Zamora *et al.*, 2004; Michalet *et al.*, 2006, Castillo *et al.*, 2010; Soliveres *et al.*, 2011; Gross *et al.*, 2013).

El rol de la facilitación ha sido considerablemente más evidenciado en ecosistemas sometidos a elevados niveles de estrés ambiental, tales son los casos de ecosistemas con determinado nivel de aridez como los ecosistemas mediterráneos, semidesiertos y comunidades vegetales sobre serpentinitas (Zamora *et al.*, 2004; Michalet *et al.*, 2006; Valiente-Banuet y Verdu, 2007; Castillo *et al.*, 2010; Soliveres *et al.*, 2011; Bonanomi *et al.*, 2011; Gross *et al.*, 2013). En estos casos la desaparición de especies nodrizas podría llevar incluso a la pérdida de las especies facilitadas (Castillo y Valiente, 2010). Modelos que pronostican cambios en la vegetación (desertificación), en el caso de comunidades mediterráneas refuerzan la influencia de las interacciones positivas (facilitación) en la dinámica de tales comunidades (Kefi *et al.*, 2007; Gross *et al.*, 2013).

Sin la medición de las interacciones entre especies en las comunidades naturales, las predicciones de las dinámicas complejas en estas, serían, en el mejor de los casos, burdas e imperfectas (Laska y Wootton, 1998).

Armas *et al.* (2004) propone un índice relativo para la comparación de las interacciones entre plantas a partir de experiencias manipulativas que denomina RII y que tiene la siguiente forma:

$$RII = \frac{B_w - B_0}{B_w + B_0} \quad (6)$$

Donde B_w representa las características de la planta (biomasa, crecimiento, etc.) en condiciones de vecindad con otras especies y B_0 representa estas características en condiciones aisladas. En la ecuación (6), si $B_w > B_0$, entonces $RII > 1$ y se infiere la existencia de facilitación, en caso contrario se infiere la existencia de competencia.

Otros índices expuestos en la literatura tanto para la facilitación como para la competencia en disímiles condiciones ambientales, requieren para su determinación el desarrollo de estudios experimentales manipulativos (Philippe *et al.*, 2001; Pugnaire y Luke, 2001; Brooker *et al.*, 2005; Schiffers y Tielbörger, 2006; Brooker y Callaway, 2009). No obstante, algunos estudios aunque desarrollan métodos experimentales no han utilizado índices (Tielbörger y Kadmon, 2000; Armas y Pugnaire, 2005; Gómez-Aparicio *et al.*, 2005).

Otros estudios han utilizado una aproximación observacional en el análisis de las interacciones (Tewksbury y Lloyd, 2001; Arroyo *et al.*, 2003; Drezner, 2006; Valiente-Banuet y Verdu, 2008). Los estudios que usan estos métodos son considerablemente más escasos y la aproximación más usada en este sentido, para detectar la facilitación, es el estudio de las asociaciones espaciales entre especies. La mayoría casi absoluta de esos estudios se dirigen a evidenciar la existencia de la facilitación por especies nodrizas, y su relación con la riqueza de especies y la diversidad en las comunidades, sin que se realice un análisis de la intensidad de las interacciones o de alguna manera se mida el efecto de la interacción.

La presencia de ambas interacciones, facilitación y competencia, entre diferentes grupos de especies o entre diferentes etapas de la vida de las especies interactuantes, así como la variación en dirección e intensidad de las interacciones entre ambientes, han sido ampliamente documentadas (Callaway y Walker, 1997; Callaway *et al.*, 2002; Valiente-Banuet y Verdú, 2008; Zamora *et al.*, 2004; Michalet *et al.*, 2006; Maestre *et al.*, 2009; Soliveres *et al.*, 2011). Como promedio, se ha encontrado que la competencia es mayor en áreas de mayor productividad (Schiffers y Tielbörger, 2006) mientras que la facilitación

se incrementa en ambientes secos o de mayor estrés ambiental (Pugnaire y Luque, 2001; Callaway *et al.*, 2002; Gómez-Aparicio, 2004; Zamora *et al.*, 2004; Michalet *et al.*, 2006; Schiffers y Tielbörger, 2006). Esos resultados contribuyen a la denominada hipótesis del gradiente de estrés (SGH) para la facilitación y la competencia en comunidades de plantas, la cual establece que la frecuencia de interacciones de facilitación y competencia, puede variar a lo largo de gradientes abióticos, en los que la facilitación resulta ser más común en condiciones de elevado estrés (Maestre *et al.*, 2009).

Otros cambios, en este caso temporales, ocurren con el predominio de la facilitación inmediata a la germinación bajo especies nodrizas que cambia a competencia con estas o entre las mismas especies germinadas durante el crecimiento (Schiffers y Tielbörger, 2006; Castillo *et al.*, 2010; Valiente-Banuet y Verdu, 2007). Estos cambios también pueden estar influenciados por fluctuaciones temporales en el ambiente (Valiente-Banuet y Verdu, 2008; Maestre *et al.*, 2009; Castillo *et al.*, 2010).

Las interacciones positivas han sido definidas como un aspecto clave para el mantenimiento de la biodiversidad en algunos ecosistemas del sureste de España, aunque su rol como conductoras del funcionamiento de los ecosistemas está menos claro (Maestre *et al.*, 2010, Pugnaire *et al.*, 2011). Maestre *et al.* (2010) ha considerado que su influencia es menor que la de otros aspectos bióticos, como la cobertura vegetal, que posee un efecto positivo directo sobre el funcionamiento de los ecosistemas mediterráneos.

Armas y Pugnaire (2005) en comunidades de plantas en zonas semiáridas del sureste español, demuestran que las interacciones gobiernan la dinámica de las poblaciones de

dos especies de plantas en esos ambientes y que el tipo de interacción puede cambiar en función de la variabilidad ambiental.

Butterfield *et al.*, (2010) expone que la facilitación incrementa incluso la estabilidad del sistema, al atenuar no solo el déficit en la disponibilidad de los recursos hídricos en las zonas áridas, sino también el efecto de la elevada variabilidad en la frecuencia de las precipitaciones.

1.4.1 Interacciones entre tipos funcionales

La influencia de la relación entre los rasgos funcionales de las especies y las interacciones entre estas, en el proceso de ensamblaje de las comunidades, ha sido referida por varios autores (Laska y Wootton, 1998; Armas y Pugnaire, 2005; Reyes y Pugnaire, 2005; Michalet *et al.*, 2006; Cornwell y Ackerly, 2009; Paine *et al.*, 2010; Soliveres *et al.*, 2012).

Mediante la evaluación de la variación de los rasgos funcionales se ha logrado considerar las interacciones entre árboles individuales y entre estos y su ambiente (Paine *et al.*, 2010). De acuerdo con la teoría de la competencia, un incremento en la similitud de los rasgos funcionales debe conducir a un incremento en la intensidad de la interacción entre individuos vecinos debido a que, al tener necesidades similares, la cercanía entre ellos favorece la competencia por los recursos (Uriarte *et al.*, 2010; Paine *et al.*, 2010). Uriarte *et al.* (2010) encontraron que 12 de 18 especies estudiadas aportan información para un modelo según el cual las diferencias entre las especies en cuanto al valor medio de sus rasgos funcionales, estructuran las interacciones entre los individuos vecinos.

Los ambientes en los cuales la facilitación se muestra como un proceso clave (ambientes árticos, alpinos, costeros o áridos) son también particularmente sensibles a los factores

antropogénicos que condicionan cambios ambientales tales como el cambio climático, los cambios en el uso del suelo y la invasión de especies (Michalet *et al.*, 2006).

Aunque Maestre *et al.* (2009) considera como estrés tanto a las tensiones climáticas y edáficas como a las perturbaciones, solo las mencionadas tensiones ambientales (pluviometría, temperaturas, características del suelo, topografía, etc.) son consideradas en la mayoría de los estudios que se realizan a lo largo de gradientes de estrés (Pugnaire y Luque, 2001; Butterfield *et al.*, 2010), mientras que estudios de las interacciones a lo largo de gradientes de perturbación son mucho más escasos (Michalet *et al.*, 2006; Maestre *et al.*, 2009; Soliveres *et al.*, 2012). De hecho, Soliveres *et al.* (2012) se autodefinen como el primer estudio que tiene en cuenta el pastoreo en relación con la aridez y las interacciones entre plantas, y exponen además que los resultados hasta el momento en relación con las interacciones y el nivel de pastoreo son muy restringidos. Estudios anteriores referidos por Zamora *et al.* (2004), han considerado especies facilitadoras no comestibles por herbívoros que protegen a las facilitadas de la incidencia de los herbívoros. Lo anterior refuerza la necesidad de realizar estos estudios sobre todo en zonas de elevado estrés ambiental.

En este estudio se aspira a desarrollar un método que permita, no solo documentar la existencia de la interacción, sino evaluar el efecto debido a esta.

1.5 Modelo funcional dinámico

La modelación de los sistemas naturales como base para su manejo y la enorme diversidad de estos modelos, ha sido ampliamente analizada y discutida, particularmente su utilidad para la gestión de los recursos forestales (Shenk y Franklin, 2001; Monseru, 2001; Frelich, 2002; Bauch y Anand, 2004; Casanoves *et al.*, 2008) Consecuentemente,

se han desarrollado numerosas herramientas analíticas e informáticas para el trabajo con los modelos por parte de los manejadores de recursos forestales.

Por un lado existe el criterio de que los modelos que se desarrollen deben ser capaces de servir a varias regiones y condiciones de trabajo, siendo portables, transparentes, formulados en función de las necesidades de los administradores de los recursos forestales para facilitar las decisiones sobre el manejo (Monseru, 2001). Por otro lado se defiende la opinión de que los modelos generales usados de manera indistinta para diferentes condiciones naturales corren el riesgo de falsear resultados y tienden a funcionar como “cajas negras” en las que el investigador introduce una información y saca otra nueva sin tener idea de cómo se procesa esta (Bauch y Anand, 2004).

La elaboración del modelo por parte del propio responsable de los recursos, tiene una gran ventaja sobre el uso de los paquetes de software prediseñados, no solo porque da la posibilidad al usuario de saber que operaciones está realizando el modelo y con qué información, sino porque la elaboración del modelo constituye un ejercicio intelectual con el sistema que se estudia (Kettenring *et al.*, 2006) y permite cumplir una de las funciones fundamentales del trabajo con los modelos, generalmente obviada, consistente en incrementar el entendimiento sobre el funcionamiento del sistema objeto de la simulación (Peck, 2004).

La simulación tiene que ser vista también como otra manera de experimentación con el sistema (Peck, 2004). Los modelos no deberían tener solo la función predictiva con la que generalmente se usan sino que su uso debería contribuir a la formulación de teorías y generación de hipótesis sobre el comportamiento de los sistemas naturales. Un paso importante en ese proceso lo constituye la elaboración de un modelo conceptual previo

que puede implicar la mitad del esfuerzo del proceso de elaboración del modelo, pero genera un nivel de conocimiento cualitativo considerable sobre el sistema objeto de análisis (Voinov, 2008), que generalmente supera con creces el modelo mental previamente concebido.

Una vez concebido el modelo conceptual se procede generalmente a la construcción del modelo formalizado (matemático o de otro tipo) del sistema. Aunque se han utilizado modelos matemáticos en los estudios relacionados con el manejo y la restauración de bosques (Chris, 2004), estos han empleado con mucha frecuencia sistemas de ecuaciones diferenciales ordinarias sin considerar el comportamiento no lineal de los sistemas naturales.

Cuando se trabaja con modelos ecológicos de poblaciones cuya estructura respecto a la edad o a etapas de vida es importante para los resultados de las simulaciones, se debe tratar adecuadamente este aspecto. En el caso de las plantas, han sido ampliamente utilizados modelos estructurados etariamente, los cuales se han representado y analizado mediante la denominada matriz de Leslie (Damgaard, 2005), que consiste en una matriz de transición de probabilidades de supervivencia y fecundidad en edades específicas. Según este autor un modelo matricial de la población es una herramienta conveniente en la descripción de los procesos demográficos. Si la matriz de transición consta de probabilidades de transición y fecundidades, también denominadas “tasas de vitalidad” (Caswell, 2000), caracterizadas por variables densoindependientes, las propiedades matemáticas del modelo serán suficientemente simples y las soluciones (autovalores) del modelo son fácilmente calculadas. Sin embargo, si las probabilidades de transición y la fecundidad son dependientes de la densidad de plantas, lo que es más común y realista

en la naturaleza, las propiedades matemáticas de la matriz son más complicadas y deben ser analizadas utilizando métodos más sofisticados de cálculo (Damgaard, 2005).

Los modelos matriciales estructurados etariamente constituyen prácticamente la base de los estudios de viabilidad poblacional (Tews, 2004; Chirakkal y Gerber, 2010) y para la evaluación del estado de poblaciones de plantas (Olguín *et al.*, 2002; Pérez *et al.*, 2006).

En relación con la densodependencia en los modelos poblacionales, debe tenerse en cuenta que según varíen los rasgos funcionales, pueden encontrarse diferentes tipos de interacción entre los niveles etarios. De hecho se ha documentado que cuando se consideran estados regenerativos (plántulas, juveniles y adultos) en plantas, estos no interactúan de manera similar, dependiendo del tipo funcional de la especie (Valiente-Banuet y Verdu, 2008; Zamora *et al.*, 2004, Michalet *et al.*, 2006; Maestre *et al.* 2009; Soliveres *et al.*, 2011).

No solo los aspectos de densodependencia deben ser considerados en los modelos matriciales poblacionales. La incidencia de los factores ambientales debe tenerse en cuenta debido a que incluso dependencias ligeras entre estos y las tasas de vitalidad de las poblaciones pueden implicar efectos sustanciales a largo plazo en el crecimiento de estas (Dahlgren y Ehrlén, 2009). Aún dentro de la influencia de los aspectos abióticos un elemento que ha tenido una elevada atención lo constituye la estocasticidad de los factores ambientales. Estudios demográficos basados en modelos estocásticos pueden producir resultados sustancialmente diferentes de aquellos basados en modelos determinísticos. Las variaciones estocásticas en los modelos poblacionales estructurados tienen influencia en los estimados de crecimiento poblacional, la persistencia y la resiliencia del sistema y en última instancia alteran también la composición de las

comunidades y las interacciones entre las especies (Boyce *et al.*, 2006). No obstante, debe diferenciarse entre la estocasticidad ambiental y la estocasticidad demográfica, pues se han expuesto criterios sobre que la influencia de la última ha sido sobredimensionada en los estudios poblacionales (Fox y Kendall, 2002).

La matriz de Leslie suele calificar como un modelo probabilístico capaz de captar la estocasticidad, sin embargo es una propiedad reconocida del cálculo matricial que si la operación descrita en la matriz se repite iterativamente sobre los vectores que describen el estado del sistema en $t+1$, $t+2$, etc., llega un momento en que el vector de estado que caracteriza los estados de la población ya no cambia y, lo que es más importante, su configuración es independiente del estado inicial de partida y queda determinísticamente condicionado por los valores de la matriz de probabilidades en la que se encuentran las tasas de transición y fecundidad, lo que evidencia el carácter determinista de este tipo de modelos independientemente de que el núcleo de su estructura sea una matriz de probabilidades (Rodríguez, 1999). En este caso aunque se utilice un modelo matricial como elemento de partida se deberá emplear una herramienta analítica que permita incorporar las relaciones funcionales entre los estados y conserve la estocasticidad en cada nuevo paso de la simulación. La dinámica de sistemas es una de las alternativas para la solución de este problema (Acosta *et al.*, 2002).

La dinámica de sistemas, basada (entre otros aspectos) en una discretización del sistema en individuos, clases de edad, porciones de un organismo u otros que puedan ser asimilados a *stocks* (Acosta *et al.*, 2002), ha sido ampliamente utilizada para la modelación de procesos ambientales como base para la gestión (Wolstenholme, 2005; Kettenring *et al.*, 2006; Nielsen, 2009)

La dinámica de sistemas constituye una herramienta analítica avanzada para el trabajo con sistemas dinámicos basados en procesos estocásticos y no lineales, y ha marcado una nueva era en los procesos de planificación (Acosta *et al.*, 2002; Wolstenholme, 2005), en particular en el manejo de los recursos naturales. El uso de la modelación con dinámica de sistemas es una manera de aprender haciendo en la que continua y casi ineludiblemente se van cambiando los modelos mentales sobre la naturaleza y el funcionamiento del sistema objeto de estudio, incrementando el conocimiento sobre su comportamiento real mediante un estilo de pensamiento que se ha dado en llamar “pensamiento sistémico” (Forrester, 2009).

El pensamiento sistémico aparece cuando se comienza a entender los sistemas como tales, cuando no solo se ven los elementos que los componen, cuando se deja de ver solo los árboles para ver el bosque y cuando se deben tomar decisiones sobre el manejo del bosque sin dejar de considerar los árboles. Es necesario un involucramiento en el proceso de construcción del modelo dinámico, simular su comportamiento, explorar cómo el modelo del sistema responde a los cambios en las estructuras, a los cambios en los contextos y en el ambiente, y comparar el comportamiento del modelo con el comportamiento del sistema real que se intenta representar (Forrester, 2009).

CAPÍTULO 2. MATERIALES Y MÉTODOS

La Reserva Ecológica Siboney Juticí se localiza en el borde costero de la región oriental de Cuba, al sureste de Santiago de Cuba. Más del 70 % de la superficie terrestre de la Reserva Ecológica corresponde a ecótopos de Bosque semideciduo micrófilo (González *et al.*, 2013).

2.1 Tipos funcionales de respuesta a las perturbaciones

Inicialmente se determinaron los niveles de perturbación en los ecótopos de Bosque semideciduo micrófilo y luego se realizaron los análisis correspondientes en cada sitio.

2.1.1 Niveles de perturbaciones en el Bosque semideciduo micrófilo

En el estudio se partió de los resultados sobre tipos de cobertura vegetal referidos por Reyes y Acosta (2005) y se consideraron aquellos que constituyen ecótopos de Bosque semideciduo micrófilo. En esos ecótopos se evaluó el nivel de perturbación mediante la siguiente ecuación:

$$Pe = Cu + F + Ca + Ch + Ei + Pa + T \quad (7)$$

donde:

Pe: nivel de perturbación. De acuerdo con el valor de Pe, los sitios se consideraron como: poco perturbados ($0 \leq Pe \leq 3$), medianamente perturbados ($4 \leq Pe \leq 7$), muy perturbados ($Pe > 7$).

Cu: existencia de cultivos u otros movimientos de tierra (En los últimos 5 años: 3. En los últimos 25 años: 2. Más de 25 años atrás: 1. No verificados en el sitio: 0).

F: fuego (En los últimos 5 años: 3. En los últimos 25 años: 2. Más de 25 años atrás: 1. Sin ocurrencia verificada: 0).

Ca: fabricación de carbón (En los últimos 5 años: 3. En los últimos 25 años: 2. Más de 25 años atrás: 1. Sin evidencias de fabricación de carbón: 0).

Ch: limpia de malezas o chapea (Actual: 3. En los últimos 5 años: 2. En los últimos 25 años: 1. No verificada en el sitio: 0).

Ei: presencia de especies invasoras (> 60 %: 3. 31 % a 60 %: 2. 0 a 30 %: 1. No verificada en el sitio: 0).

Pa: pastoreo (Actual: 3. En últimos 5 años: 2. En últimos 25 años: 1. Sin verificar en el área: 0).

T: tala (Actual selectiva: 3. Rasa entre 20 y 30 años atrás o selectiva en los últimos cinco años: 2. Rasa más de 30 años atrás o selectiva en los últimos veinticinco años: 1. No verificada en el sitio: 0).

2.1.2 Caracterización de los rasgos funcionales de las especies

Para el estudio se registraron solo las especies de arbustos y árboles del Bosque semideciduo micrófilo conforme a la clasificación de Borhidi (1996), las cuales fueron identificadas y verificadas en el Herbario BSC Dr. Jorge Sierra Calzado, del Centro Oriental de Ecosistemas y Biodiversidad (BIOECO).

En el estudio se pretende capturar la información referida a las especies dinamogenéticas (Matos, 2006). Para la determinación del área mínima de cada parcela se aplicó la curva de acumulación de especies (Feinsinger, 2003). Esto se realizó solamente para especies con abundancia relativa igual o mayor que 0,5 %, las que se corresponderían con especies dinamogenéticas (Matos, 2006). Igualmente, la determinación del número de parcelas

necesarias se realizó mediante la aplicación del método de área-especie en cada sitio según su nivel de perturbación.

Para la caracterización de los rasgos funcionales de las especies se siguieron los criterios expuestos por varios autores (Lavorel, 1999; Gondard *et al.*, 2003; Kooyman y Rossetto, 2008; Delgado, 2012) modificados en:

Abundancia de las especies en sitios sometidos a diferentes niveles de perturbaciones antrópicas. Se inventariaron todos los individuos juveniles o adultos. Se contaron las plántulas en subparcelas de 1 m² (dos por cada 25 m²) uniformemente distribuidas en la parcela, y se estimó el total de plántulas de cada especie por parcela. Se consideró para esta la misma proporción (densidad superficial de individuos) que en el total de las subparcelas de 1 m². El número total de individuos se calculó como la suma de los juveniles y adultos inventariados, más el número de plántulas estimadas en la parcela.

Para cada especie se consideró la abundancia relativa en el sitio (poco, medianamente o muy perturbado), como la proporción que representa el número total de individuos de la especie respecto al número total de individuos de todas las especies presentes en todas las parcelas muestreadas para el sitio. A pesar de que algunas especies presentaron abundancia relativa mayor que 0,5 % por parcela y su abundancia relativa para el sitio (cuando se consideró el total de parcelas) fue inferior a 0,5 %, estas siguieron siendo consideradas para la determinación de los tipos funcionales.

Demanda de luz o tolerancia a la sombra de las especies. En las parcelas se establecieron bandas de 1 m de ancho equidistantes entre sí (150 m en sitios muy perturbados, 300 m en medianamente perturbados y 250 m en los poco perturbados) que sumaron una longitud total de 700 m de largo por 1 m de ancho (700 m²). En cada banda se consideró

como superficie cubierta al total de área cubierta por adultos de cualquier especie y al resto como área descubierta.

Se determinó por especie, el área de juveniles o plántulas asociado a las áreas cubiertas y descubiertas (expuestos) y se aplicó la prueba de Chi cuadrada (χ^2) para comparar las diferencias entre el número de plántulas o juveniles cubiertos y expuestos, respecto a la hipótesis nula. Cuando las desviaciones fueron significativas para $P < 0,05$, se consideraron demandantes de luz o tolerantes a la sombra según estuvieran asociadas a áreas descubiertas o cubiertas respectivamente.

Tipo y tamaño de los frutos. Se clasificaron los tipos y tamaños de los frutos utilizando datos tomados de la versión digital de la Flora de Cuba (CENPALAB, 2000), de Borhidi, (1996) y Acevedo y Strong (2012) y se agruparon en cuatro categorías (ver pág. 33).

Forma de dispersión de las semillas. Para determinar la forma de dispersión de las semillas se utilizaron observaciones de campo y datos tomados de la bibliografía (Reyes y González, 2009; CENPALAB, 2000; Borhidi, 1996 y Bisse, 1988). Las especies se agruparon en anemócoras, zoocoras, o autocoras.

2.1.3 Determinación de los tipos funcionales

Este estudio considera como tipos funcionales a los grupos de plantas con respuesta similares a las perturbaciones que han tenido lugar en el Bosque semideciduo micrófilo de la Reserva Ecológica. Se tiene en cuenta que dentro de un tipo funcional pueden encontrarse varias especies (redundancia funcional) por la influencia reconocida que ello tiene en la resiliencia del sistema (Thompson *et al.*, 2009; Petchey y Gaston, 2009).

Para la determinación de los tipos funcionales se codificó la información obtenida sobre los rasgos funcionales considerados para cada una de las especies.

- **Abundancia.** Cuando la abundancia relativa de una especie fue $\geq 1\%$ en algún sitio, se le dio el valor 3 en el sitio donde la abundancia relativa alcanza su mayor valor. Para la misma especie, si en alguno de los dos sitios restantes la abundancia relativa alcanzó un valor $\geq 60\%$ del máximo ya reportado, se le asignó igualmente el valor de 3, de lo contrario, si solo alcanzó entre 30% y 59% o entre 1% y 29% , se le asignaron valores de 2 o de 1, respectivamente. Si la especie no estuvo presente en alguno de los sitios, es decir, la abundancia relativa fue cero entonces se le asignó directamente el valor 0 (Tabla 1). Cuando el máximo de la abundancia relativa de la especie en cualquiera de los tres sitios fue $< 1\%$ y $\geq 0,5\%$, se le asignó a ese máximo el valor 2, si en algunos de los sitios restantes mantuvo un valor $\geq 60\%$ del máximo reportado, se le mantuvo el valor 2, de lo contrario se le asignó el valor 1 o 0 si no estaba presente (Tabla 1). Si el máximo valor de la abundancia de la especie en algún sitio fue $< 0,5\%$, se le asignó el valor 1 y en el resto de los sitios solo tendría valores de 1 (presencia con abundancia relativa menor que $0,5\%$) o 0 (ausencia de la especie en el sitio) (Tabla 1).

Tabla 1. Codificación de los valores de abundancia de las especies según sus rangos.

Abundancia relativa		Cod
Abmx $\geq 1\%$	Ab = Abmx	3
	Ab $\geq 0,6(\text{Abmx})$	3
	$0,6(\text{Abmx}) < \text{Ab} \leq 0,3(\text{Abmx})$	2
	Ab $< 0,3(\text{Abmx})$	1
$1\% < \text{Abmx} \leq 0,5\%$	Ab = Abmx	2
	Ab $\geq 0,6(\text{Abmx})$	2
	Ab $< 0,6(\text{Abmx})$	1
Abmx $< 0,5\%$	Ab = Abmx	1
Abmx = 0	Ab = 0	0

Abmx: abundancia máxima en cualquiera de los sitios. Ab: abundancia en un sitio dado. Cod: codificación asignada en función del valor de abundancia Ab.

- *Tolerancia a la sombra.* La codificación según la tolerancia a la sombra fue: especies con tolerancia a la sombra verificada = 1; especies con tolerancia a la sombra no verificada = 0.
- *Demanda de luz.* La demanda de luz se codificó de la forma siguiente: especies con demanda de luz verificada = 1; demanda de luz no verificada = 0.
- *Tipo de frutos.* La codificación de las especies según los tipos de frutos fue la siguiente: legumbres, folículos y cápsulas con semillas aladas = 1; cápsulas sin semillas aladas y frutos secos indehiscente = 2; bayas y drupas con tamaño < 10 mm = 3; bayas y drupas con tamaño ≥ 10 mm tamaño = 4.
- *Forma de dispersión de las semillas.* La codificación de las especies según la forma de dispersión de las semillas fue: anemócoras = 1; autocoras = 2 y zoocoras = 3.

Para definir los tipos funcionales y las especies que los integran se realizó un análisis de *cluster* con el programa Statgraphic Centurion ver. 16.1, utilizando la distancia métrica City Block con el método de agrupamiento de Ward. El corte para delimitar los grupos funcionales se realizó a 90.

2.2 Diversidad funcional

Teniendo en cuenta que los índices expuestos en la literatura no satisfacen las exigencias que se establecen en este estudio, fue necesario deducir un nuevo índice.

2.2.1 Definición del Índice para la estimación de la diversidad funcional

Considerando el significado del índice de Simpson (dominancia) y su inverso (diversidad):

$$\lambda = \sum_{i=1}^S p_i^2 \quad (2)$$

se diseñó un índice que reflejara esta propiedad tanto para especies como para tipos funcionales.

En la definición de un índice para evaluar la diversidad funcional se tuvieron en cuenta los siguientes criterios:

- Cada tipo funcional está integrado por varias especies (redundancia funcional) y el indicador debe ser sensible a cambios en el número de especies dentro de los tipos funcionales definidos
- El índice propuesto debe ser sensible a las variaciones del número de individuos en las especies y en los tipos funcionales presentes.

Para comprobar la sensibilidad del índice obtenido se analizaron varias datas virtuales en los que se hizo variar de manera controlada tres campos de datos: Número de tipos funcionales, número de especies en los tipos funcionales y número de individuos en cada especie.

2.2.2 Evaluación del índice en el Bosque semideciduo micrófilo

A partir de los tipos funcionales definidos y de los datos de abundancia en el Bosque semideciduo micrófilo de la reserva, se evaluó el índice de diversidad funcional obtenido y se comparó su valor en función del nivel de perturbación de cada sitio.

2.3 Estructura regenerativa

En cada una de las parcelas establecidas se anotó el estado regenerativo (plántula, juvenil o adulto) de cada uno de los individuos inventariados.

2.3.1 Definición del estado regenerativo

En general se siguieron los criterios utilizados por varios autores en estudios similares (Pandey y Shukla, 2003; Sagar y Singh, 2005; Navarro *et al.*, 2006; Kolehmainen y

Mutikainen, 2007) adaptándolas a las condiciones del bosque objeto de estudio. Se identificaron los siguientes estados regenerativos:

Plántulas. Individuos sin ramificaciones o con ramificaciones hasta 1er orden y/o diámetro del tallo < 1 cm antes de la primera rama.

Juveniles. Individuos con ramas de segundo o tercer orden en adelante, sin evidencias morfológicas de haber cumplido un ciclo reproductivo, y/o diámetro a 1,3 m de 1 cm a 3 cm, dependiendo de la especie. En el trabajo de campo se tuvo en cuenta ambos criterios (morfométrico y morfológico) pero se priorizó el morfológico.

Adultos. Individuos en los que se encontraron evidencias de haber cumplido un ciclo reproductivo o con el diámetro a 1,3 m mayor que 2 cm a 3 cm dependiendo de la especie.

Se registró el número de individuos en cada estado regenerativo para cada especie y parcela, y en cada sitio con diferente nivel de perturbación. Se determina el vector de estado regenerativo de acuerdo con lo propuesto por Rodríguez (1999):

$$V_{ER} = \begin{pmatrix} n_p \\ n_j \\ n_a \end{pmatrix} \quad (8)$$

para cada tipo funcional, donde n_p : número de plántulas, n_j : número de juveniles, n_a : número de adultos.

2.3.2 Evaluación de la calidad de la regeneración

Para evaluar la calidad de la regeneración, se siguió el criterio de Pandey y Shukla (2003) modificado mediante la precisión cuantitativa de las proporciones en la comparación del número de individuos, quedando de la siguiente manera:

Bueno: Plántulas > 5 juveniles; juveniles > 5 adultos

Regular: Plántulas > juveniles \geq adultos

Pobre: Plántulas < juveniles \geq 0,6 adultos

Muy pobre: Plántulas < 3 juveniles; juveniles < 0,6 adultos

Para que el estado regenerativo sea evaluado en una de las categorías debe cumplir ambas condiciones, de no ser de así o en el caso en que no existan individuos en alguno de los estados, pasa a la categoría inmediata inferior. Las especies que no presentaron individuos de plántulas o juveniles se consideraron sin regeneración.

Para comparar la estructura regenerativa de los tipos funcionales y las especies en los sitios con diferentes niveles de perturbación, se partió de los números de plántulas, juveniles y adultos registrados y se estimó la densidad de estos para una superficie de 0,1 ha en cada caso.

2.4 Interacciones

Se determinaron las interacciones entre las especies y entre los tipos funcionales, considerando los estadios regenerativos.

2.4.1 Verificación de las interacciones

Para documentar la existencia de facilitación o competencia se realiza una modificación a la metodología de Valiente-Banuet y Verdu (2008) que posibilita analizar la facilitación o competencia entre especies teniendo en cuenta sus estados regenerativos.

Se denominó especie meta a aquella sobre la que se analiza la interacción y especie diana a aquella que la genera. Se tomaron las especies que dominan la cobertura del área cubierta como potenciales dianas.

Para definir la existencia de interacción se tuvo en cuenta la significación de los datos en la tabla de contingencia elaborada, dada por el valor absoluto del residual ajustado (Quinn y Keough, 2002):

$$d_{ij} = \frac{e_{ij}}{\sqrt{v_{ij}}} \quad (9)$$

donde:

$$e_{ij} = \frac{(\mu_{ij} - \varepsilon_{ij})}{\sqrt{\varepsilon_{ij}}} \quad (10)$$

y

$$v_{ij} = \left(1 - \frac{n_i}{N}\right) \left(1 - \frac{n_j}{N}\right) \quad (11)$$

En las ecuaciones (10) y (11) se tiene que: μ_{ij} es el número de individuos de la especie meta i que se observan asociados al parche de la especie diana j ; ε_{ij} es el número de esos individuos que cabría esperar de acuerdo con la hipótesis nula; n_i es el número total de individuos en la fila (número total de individuos del mismo estado regenerativo de la especie meta que se encuentran asociados a parches de cualquiera de las especies diana) y n_j es el número total de individuos de todas las especies meta en la columna en la tabla de contingencia (número total de individuos asociado a la especie diana j). N es el número total de individuos.

Si $|d_{ij}| \geq 1,5$ existe una desviación significativa de la hipótesis nula atribuible a un determinado tipo de interacción (Quinn y Keough, 2002).

2.4.2 Definición de un indicador para evaluar el efecto de la interacción

Para evaluar el efecto de la facilitación o la competencia se obtiene, mediante los cálculos correspondientes, una ecuación que permite estimar cuanto se diferencia el incremento

(o disminución) en individuos de la especie meta, respecto al incremento (o disminución) esperado debido solo a la variación del área disponible para ella, esté previamente ocupada o no por una especie diana.

2.4.3 Evaluación del efecto de las interacciones

A partir de los análisis precedentes se determinó cuáles especies presentan una interacción significativa y, para estas, se aplicó el indicador elaborado. Se realiza el análisis del comportamiento de las interacciones entre las especies correspondientes a distintos tipos funcionales en diferentes condiciones de perturbación.

2.5 Modelo funcional del bosque

El modelo funcional dinámico parte de las ecuaciones que rigen los cambios en las denominadas “tasas de vitalidad” poblacional de las especies (Caswell, 2000) que son introducidas junto con los datos de interacciones en un modelo en Dinámica de Sistemas.

2.5.1 Modelo matricial y ecuaciones de cambio

Partiendo de la forma de la matriz de Leslie (Rodríguez, 1999; Damgaard, 2005) para los estados regenerativos identificados en el estudio, se obtienen sus ecuaciones de cambio considerando las características de las especies según el tipo funcional en el que se incluyeron.

Para cada especie se estiman las tasas de vitalidad poblacional en las ecuaciones, a partir de los datos de campo obtenidos durante el monitoreo del número de individuos en cada estado regenerativo, durante el periodo de 2009 a 2012.

2.5.2 Modelo en dinámica de sistemas

Inicialmente se elabora un módulo que integra los modelos en dinámica de sistemas para cada tipo funcional, que obedece a las ecuaciones de cambio considerando las tasas de vitalidad poblacional de cada una de ellas. De manera independiente se elaboran otros dos módulos para simular los efectos de las perturbaciones sobre los estados regenerativos y para las interacciones entre las especies, respectivamente. En todos los casos, para la elaboración de los modelos en dinámica de sistemas se utilizó el programa STELLA 8.0.

Finalmente se realiza la integración de los módulos y se simulan diferentes tipos y niveles de perturbación. Se comparan los resultados de las simulaciones con los datos de campo para los tipos funcionales en sitios sometidos a diferentes niveles de perturbación en la reserva. Considerando tanto los resultados de los estudios de campo como de las simulaciones se realizan recomendaciones para los tratamientos al Bosque semidecidual micrófilo de la reserva.

CAPÍTULO 3.RESULTADOS Y DISCUSIÓN

3.1 Tipos funcionales de respuesta a las perturbaciones en el Bosque

semideciduo micrófilo

3.1.1 Niveles de perturbación

En los sitios cuyo tipo de cobertura actual corresponde a Bosque semideciduo micrófilo (Reyes y Acosta 2005) solo se verificaron extracciones selectivas de árboles maderables, desde hace 40 años no se realizan actividades de este tipo. En algunos sectores se evidenció la utilización de madera para la obtención de carbón, realizada hace más de 25 años. Estas áreas se localizaron fundamentalmente en la zona de conservación estricta de la Reserva Ecológica aunque algunas estuvieron incluidas en la zona de uso público. Al aplicar la ecuación (7), para el cálculo del nivel de perturbación, se verificó que estos sectores de la reserva corresponden a sitios poco perturbados, es decir ($0 \leq Pe \leq 3$).

En los territorios cubiertos por Bosque secundario en ecótopo de bosque semideciduo micrófilo (Reyes y Acosta, 2005) se evidenciaron actividades de tala y fabricación de carbón hasta hace aproximadamente 40 años, así como el pastoreo de caprinos y ovinos. En la actualidad se mantiene el pastoreo de ovinos y caprinos de manera ocasional. Parte de esos territorios se localiza en la zona de uso público de la reserva. Una parte de estos, que fue sometida a un nivel de extracción más intenso en los años 80, es repoblada con *Leucaena leucocephala* posteriormente. Estas parcelas se corresponden con sitios medianamente perturbados ($4 \leq Pe \leq 7$).

En los sectores ubicados en áreas de Bosque arbustoso con predominio de *Vachellia macracantha* (Reyes y Acosta, 2005), a diferencia de los anteriores, se encontró al aplicar la ecuación (7) para el cálculo de Pe , que algunos se corresponden con sitios muy perturbados ($Pe > 7$) y otros con sitios medianamente perturbados ($4 \leq Pe \leq 7$).

En los primeros se comprueba que la vegetación fue devastada desde 1930 con el establecimiento de una vía férrea y un territorio de laboreo en función del propio ferrocarril, que posteriormente dejó de funcionar decayendo la actividad en esa zona. El área siguió siendo usada para el pastoreo, el establecimiento de cultivos y la fabricación de carbón. Desde el año 2000 el territorio fue incluido dentro de la Reserva Ecológica, como uno de los sectores de la zona de restauración, pero aún se mantiene el trasiego de personas, lo que ha propiciado la ocurrencia de incendios de mediana magnitud en parte de su territorio. De manera ilegal se mantiene el corte de forraje para alimentación de ganado ubicado fuera del área y la extracción de leña. Estos sitios fueron evaluados como muy perturbados ($Pe > 7$).

En otras áreas dentro de este tipo de cobertura, sin embargo, no se comprueba ni la corta de forraje ni la extracción de leña. Estos sitios, al realizar el cálculo de Pe , califican como medianamente perturbados ($4 \leq Pe \leq 7$).

En el estudio se prefiere utilizar un indicador cuantitativo para la evaluación de los niveles de perturbación debido a que permite distinguir entre áreas con disturbios similares. Tal es el caso de las diferenciadas al interior del Bosque arbustoso secundario con predominio de *Vachellia macracantha*, donde se encuentran sitios muy y medianamente perturbados. Un índice como el utilizado por Bhuyan *et al.* (2003) para estimar el nivel de

perturbación, no es recomendable en este caso debido a que factores generadores de perturbación quedarían fuera del análisis.

3.1.2 Caracterización de los rasgos funcionales

La aplicación del método de la curva de acumulación de especies (Figura 2) manifiesta que para especies con abundancia relativa igual o mayor que 0,5 % la superficie mínima de muestreo puede ser de 250 m². La determinación del número de parcelas según el nivel de perturbación arroja cinco réplicas en sitios muy perturbados, 10 en sitios medianamente perturbados y siete en los poco perturbados a partir de la determinación del número mínimo de parcelas en cada sitio.

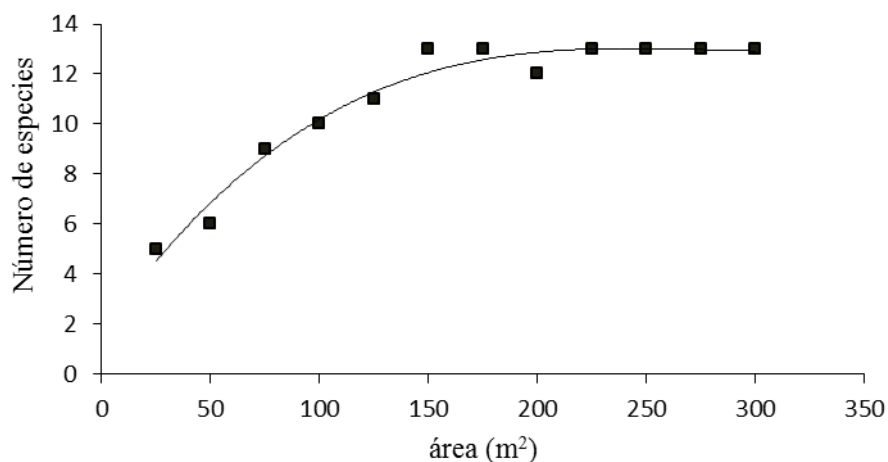


Figura 2. Área mínima de muestreo para especies con abundancia >0,5%.

Abundancia de las especies. Aunque varias de las especies están presentes en un solo sitio, una proporción elevada de estas se reportó en más de un nivel de perturbación, incluso en los tres niveles estudiados, pero con diferencias notables en la abundancia relativa según el nivel de perturbación del sitio (Anexo 1.1).

Demanda de luz y tolerancia a la sombra. Para la demanda de luz, las pruebas de Chi cuadrada resultaron significativas para las especies: *Vachellia macracantha*, *Senna atomaria*, *Colubrina elliptica*, *Tecoma stans*, *Croton lucidus* y *Bursera simaruba* (Anexo

1.1), mientras que en el caso de la tolerancia a la sombra esto ocurrió para las especies: *Rauvolfia ligustrina*, *Randia aculeata*, *Erythroxylum havanense*, *Bourreria virgata*, *Adelia ricinella*, *Diospyros grisebachii*, *Eugenia monticola*, *Zanthoxylum pistaciifolium*, *Gymnanthes lucida*, *Heterosavia bahamensis*, *Coccoloba diversifolia*, *Amyris elemifera* y *Sideroxylon salicifolium* (Anexo 1.1). El resto de las especies no pudieron ser definidas ni como demandantes de luz ni como tolerantes a la sombra.

Tipo y tamaño de los frutos. En nueve especies se comprobó la presencia de frutos en forma de legumbres, folículos o cápsulas con semillas aladas. En otras nueve se verificó la posesión de cápsulas sin semillas aladas o frutos secos indehiscentes. La mayoría, 19 especies, presenta bayas o drupas menores que 10 mm, mientras que para solo dos especies fueron mayores o iguales que 10 mm (Anexo 1.1).

Forma de dispersión de las semillas. De acuerdo con la información disponible en la literatura y las observaciones de campo realizadas, las especies estudiadas se agruparon de la siguiente manera respecto a la forma de dispersión de la semilla: anemócoras, cinco especies; autocoras, 11 especies y zoocoras, 23 especies (Anexo 1.1).

3.1.3 Tipos funcionales de respuesta a las perturbaciones

La Figura 3 muestra el resultado del análisis de conglomerado para las especies según sus rasgos funcionales, en él se diferencian tres conglomerados asociados a tipos funcionales de especies: cobertoras, colonizadoras y estabilizadoras.

Especies cobertoras: En general son especies con predominancia en los sitios muy perturbados o medianamente perturbados. La mayoría son especies con frutos en forma de legumbre, folículos o cápsulas con semillas aladas o autocoras en ocasiones, demandantes de luz. Incluye las especies que invaden y cubren los claros del bosque

generando una cobertura boscosa inicial de manera rápida. Este tipo funcional está integrado por: *Vachellia macracantha*, *Croton lucidus*, *Colubrina elliptica*, *Bursera simaruba*, *Senna atomaria*, *Exostema caribaeum*, *Tecoma stans*, *Melochia tomentosa*, *Zanthoxylum fagara*, *Plumeria obtusa*, *Coulleria linnaei*, *Thouinia trifoliata* y *Tabebuia myrtifolia*.

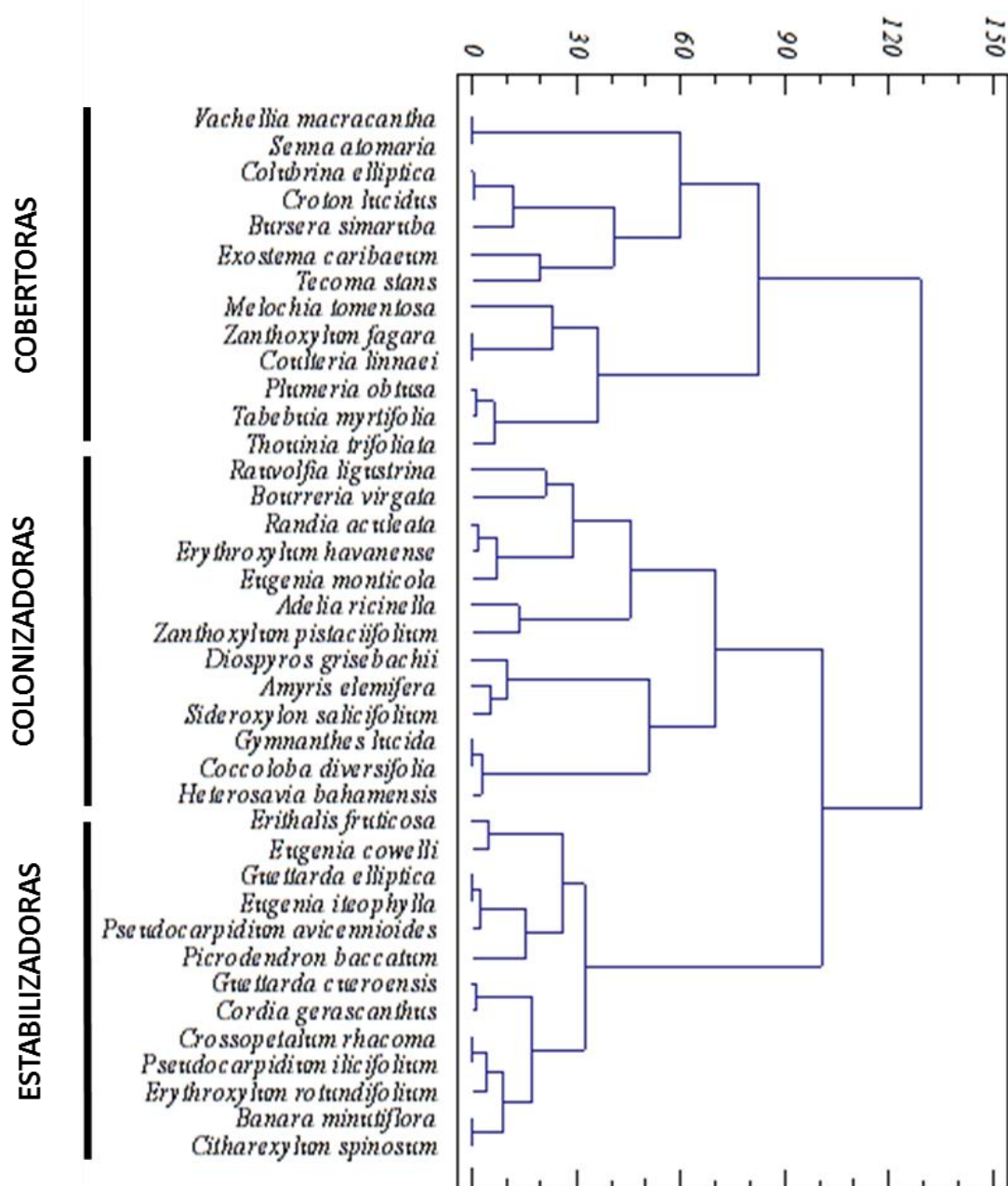


Figura 3. Análisis de conglomerado para definir los grupos funcionales.

Especies colonizadoras: Este grupo está integrado, en general, por especies tolerantes a la sombra, poseen frutos en forma de cápsula con semillas autocoras y otras en forma de baya o drupa con semillas zoocoras. Este tipo funcional puede estar ampliamente distribuido en sitios correspondientes a casi todos los niveles de perturbación (Anexo 1.1). En general son especies con habilidad para, una vez que los claros hayan sido previamente ocupados por las cobertoras, establecerse debajo del dosel arbóreo de las primeras y colonizar espacios que ya tienen una cobertura boscosa previa. Este tipo funcional está integrado por las siguientes especies: *Randia aculeata*, *Gymnanthes lucida*, *Heterosavia bahamensis*, *Coccoloba diversifolia*, *Erythroxylum havanense*, *Bourreria virgata*, *Adelia ricinella*, *Diospyros grisebachii*, *Eugenia monticola*, *Amyris elemifera*, *Zanthoxylum pistaciifolium*, *Sideroxylon salicifolium* y *Rauvolfia ligustrina*.

Especies estabilizadoras: Mayormente tolerantes a la sombra, aunque en algunos casos no fue verificada esta tolerancia, presentan frutos en forma de bayas y drupas, semillas identificadas como zoocoras o factibles para la zoocoría. Están presentes tanto en sitios medianamente como en poco perturbados, pero con escasos individuos. Este tipo funcional está integrado por las siguientes especies: *Guettarda elliptica*, *Erithalis fruticosa*, *Eugenia cowelli*, *Eugenia iteophylla*, *Guettarda cueroensis*, *Picrodendron baccatum*, *Pseudocarpidium avicennioides*, *Erythroxylum rotundifolium*, *Crossopetalum rhacoma*, *Pseudocarpidium ilicifolium*, *Banara minutiflora*, *Citharexylum spinosum* y *Cordia gerascanthus*.

Si se compara la composición y la abundancia de los sitios medianamente perturbados y poco perturbados (Anexo 1.1), se comprueba que estos sitios comparten un elevado número de especies y que la mayor diferencia entre éstos radica en la abundancia relativa

en cada sitio (Salmerón *et al.* 2015). Esto evidencia que el impacto de las perturbaciones es mayor sobre la abundancia que sobre la composición de especies, resultados similares fueron informados por Lavorel (1999) y Aguirre (2013). Sin embargo, este comportamiento no se cumple estrictamente, en este estudio. Si se incrementa el nivel de las perturbaciones, de medianamente a muy perturbados, entonces el número de especies presentes disminuye drásticamente (Bhuyan *et al.*, 2003; Mishra *et al.*, 2004 y Sahu *et al.*, 2008). De esta manera, un fuerte incremento en el nivel de perturbación puede afectar drásticamente la abundancia de varias especies e incluso la desaparición de estas. Por lo tanto, se demuestra que no existe contradicción acerca de la afectación o no a la abundancia o a las especies, sino que es un proceso cuyo efecto depende del tipo y magnitud de la perturbación y del estado inicial del bosque.

Los resultados obtenidos refuerzan las afirmaciones sobre la importancia de conocer las variaciones en la abundancia de las especies para diferenciar los roles de éstas en la dinámica de la respuesta postperturbación del ecosistema (Lavorel 1999, Venancio y Ribeiro, 2002; Gondard *et al.*, 2003) y aportan información en este sentido para el Bosque semideciduo micrófilo de la Reserva Ecológica Siboney Juticí.

En la Reserva Ecológica Siboney Juticí, *Vachellia macracantha* y *Senna atomaria*, tienden a ocupar los claros de mayores dimensiones, mientras que *Colubrina elliptica* y *Bursera simaruba*, suelen establecerse en claros de dimensiones medianas o pequeñas. Al parecer pueden desempeñar su rol funcional en diferentes tipos de perturbación. Por ende, las denominadas como especies cobertoras son siempre las que se establecen en los claros, aunque entre ellas puedan existir diferencias respecto a las dimensiones de estos (Delgado, 2012).

Tanto las cobertoras como las colonizadoras y las estabilizadoras son redundantes entre sí a los efectos de su rol funcional, sin embargo, existen diferencias entre ellas que pueden favorecer su establecimiento en circunstancias diferentes. Lo anterior tiene un vínculo indiscutible con la influencia reconocida de la redundancia funcional sobre la resiliencia del sistema a un espectro amplio de perturbaciones (Thompson *et al.*, 2009; Petchey y Gaston, 2009).

En los tres tipos funcionales existen diferencias más o menos notables respecto a la abundancia de las especies que los integran. Las especies con abundancia relativa mayor que 1 % en cualquiera de los tres niveles de perturbación diferenciados (Anexo 1.1), son las que tienen los atributos de las denominadas especies dinamogénéticas según Matos (2006). Estas especies pueden considerarse como las conductoras de los cambios en el ecosistema y son las que no deberían faltar en un proceso de restauración ecológica para el Bosque semideciduo micrófilo en la Reserva Ecológica Siboney Juticé. En este caso, se tienen siete especies cobertoras, 10 de las señaladas como colonizadoras y solo cuatro de las especies estabilizadoras.

Las especies más escasas (abundancia relativa < 1 %), a las que se propone denominar como diversificadoras, incrementan la diversidad funcional del sistema, su redundancia y su resiliencia frente a las perturbaciones. La presencia de estas especies, fundamentalmente de las incluidas dentro del tipo de las estabilizadoras, puede conferirle mayor estabilidad a los estados clímax del sistema.

Si se tiene en cuenta que la clasificación en tipos funcionales ha considerado los rasgos funcionales de las especies y que la presencia de estos tipos funcionales juega un rol en la dinámica funcional del ecosistema, entonces estos resultados (Salmerón *et al.* 2016)

reafirman los planteamientos relacionados con el hecho de que los rasgos o características funcionales portados por las plantas son poderosos conductores de los procesos ecosistémicos (Díaz y Cabido, 2001; Díaz *et al.*, 2011) y que los tipos funcionales son una herramienta adecuada para el diagnóstico y planeamiento de procesos de restauración ecológica (Gondard *et al.*, 2003; Howorth y Pendry, 2006; Kooyman y Rossetto, 2008).

Este estudio se enfoca en la clasificación funcional de las especies, a diferencia de otros autores que se han concentrado más en la clasificación de las especies según su estadio sucesional, aunque utilizan rasgos funcionales para su diferenciación, y las clasifican en pioneras, secundarias y tardías (Venancio y Ribeiro, 2002; Howorth y Pendry, 2006). Si bien existe una relación entre los rasgos funcionales de las especies y su frecuencia de aparición en estados tempranos o tardíos de la sucesión vegetal, la clasificación propuesta, teniendo en cuenta que pretende diferenciar tipos funcionales, atiende más a la función de las especies en los procesos postperturbación, que a su diferenciación sucesional. De hecho, si se tiene en cuenta que los niveles de las perturbaciones reflejan el tiempo posterior a su ocurrencia, estos resultados muestran que algunas especies correspondientes a un tipo funcional dado, pueden llegar a ser relativamente abundantes en más de un estadio postperturbación (Anexo 1.1), es decir, en más de un estadio sucesional.

La abundancia de algunas especies definidas como cobertoras en estados sucesionales tempranos, estudiados por Figueredo *et al.* (2011) apunta a una confirmación de los resultados de Uriarte (2010) respecto a la diferenciación de rasgos funcionales entre especies correspondientes a diferentes estados sucesionales.

No obstante, teniendo en cuenta los resultados expuestos y comparados con los de otros autores (Venancio y Ribeiro, 2002; Howorth y Pendry, 2006; Uriarte, 2010; Figueredo *et al.*, 2011) se puede afirmar que no todas las especies presentes en estados sucesionales tempranos tienen los rasgos de las denominadas como cobertoras en este estudio, como no todas las que están presentes en los estados tardíos corresponden a especies estabilizadoras.

3.2 Diversidad funcional en el Bosque semidecduo micrófilo

3.2.1 Índice para la diversidad funcional

Supóngase una parcela correspondiente a un tipo de cobertura vegetal dado, donde se han listado S especies. Para cada especie i se tienen n_i individuos, de manera que el número total de individuos en la parcela N es:

$$N = \sum_{i=1}^S n_i \quad (12a)$$

Se supone además, que las S especies identificadas se encuentran distribuidas en varios tipos funcionales determinados según un criterio dado (por ejemplo los tipos funcionales de acuerdo con la respuesta a las perturbaciones antrópicas, como en este estudio), de manera que el número de tipos funcionales es T .

Si en cada tipo funcional hay S_j especies, entonces, el número de individuos en cada tipo funcional, m_j , será igual a la suma del número de individuos de cada una de las especies correspondientes al tipo funcional dado:

$$m_j = \sum_{i=1}^{S_j} n_{ij} = n_{1j} + n_{2j} + \dots + n_{S_j j}$$

y el número total de individuos será también igual a la suma del número de individuos presentes en cada tipo funcional:

$$N = \sum_{j=1}^T m_j \quad (12b)$$

En tales condiciones, se demuestra que puede obtenerse el parámetro:

$$\rho = \sum_{j=1}^T \left(\frac{m_j}{N}\right)^2 \sum_{i=1}^{S_j} \left(\frac{n_{ij}}{N}\right)^2 \quad (13)$$

Donde

T : número de tipos funcionales identificados

S_j : número de especies en el tipo funcional j

m_j : número de individuos en el tipo funcional j

n_{ij} : número de individuos en la especie i del tipo funcional j

N : número total de individuos

El parámetro ρ representa un indicador de la dominancia de las especies i y de los tipos funcionales j y su valor es la probabilidad de que al elegir dos pares de individuos exista una coincidencia en la especie de un individuo en cada par y del tipo funcional al que corresponde dicha especie en el otro individuo de cada par, aunque este otro individuo pueda corresponder a cualquiera de las especies incluidas dentro del tipo funcional dado.

Siguiendo el criterio de que la diversidad se puede considerar como el inverso de la dominancia (Feinsinger, 2003) se propone para evaluar la diversidad funcional la utilización del índice:

$$\sigma = \frac{1}{\rho} \quad (14)$$

En el Anexo 3 se muestran los procedimientos realizados para la obtención del índice σ de diversidad funcional. Este estudio coincide, en casi todos los criterios expuestos por Mason *et al.* (2003) respecto a las características que debe cumplir cualquier índice de diversidad funcional, particularmente en lo referido a que debe ser sensible a la abundancia de las especies, pero no coincide en ser insensible al método de construcción de los tipos funcionales y al número de especies. La diversidad funcional del sistema depende de cuál aspecto de la funcionalidad de este se está analizando. En efecto, los tipos funcionales definidos dependen también, según Lavorel (1999) y Díaz y Cabido (2001) con quienes se coincide, del aspecto de la funcionalidad tenido en cuenta, y por lo tanto el índice de diversidad funcional constituye un atributo que caracteriza a este aspecto de la funcionalidad analizado en el sistema objeto de estudio.

Si se considera la importancia de la redundancia funcional para el mantenimiento de la integridad de los sistemas ecológicos (Petchey y Gaston, 2009; Thompson, 2009), resulta innegable que el índice utilizado en estudios que vinculen la diversidad funcional a la integridad de los ecosistemas debe ser, de alguna manera, sensible a cambios en la redundancia funcional de las especies.

Al comparar el índice de diversidad funcional σ , con el índice de Rao (Leps *et al.*, 2006) la diferencia sustancial entre aquel y el que se propone, es que en caso del índice de Rao no se determinan inicialmente tipos funcionales. Para ese índice todas las especies entre las que exista una determinada “distancia funcional” $d_{ij} > 0$, atendiendo a un rasgo funcional dado, ya son consideradas distintas funcionalmente. El índice de Rao es también

insensible a la redundancia funcional, es decir no varía si los individuos con el mismo rasgo funcional pertenecen a la misma o a diferentes especies.

Respecto al índice MFAD (Casanoves *et al.*, 2011), el índice σ coincide en la determinación de tipos funcionales inicialmente. Sin embargo, en el MFAD, a partir de que los individuos de las diferentes especies sean incluidos en un determinado grupo funcional, son considerados como una misma especie, y por lo tanto ese índice es también insensible a la redundancia de estas en esos tipos funcionales, lo cual no ocurre en el índice σ .

El valor mínimo del índice σ es 1. Cuando solo se tiene una especie que por supuesto pertenece a un tipo funcional, se obtiene $\sigma=1$ para cualquier número de individuos N .

En el caso 1a (Anexo 1.2) se tienen cuatro especies con treinta individuos cada una, pertenecientes al mismo tipo funcional. En este caso $\sigma = 4$, con lo que se demuestra la sensibilidad del índice al número de especies dentro de los tipos funcionales.

En el caso 1b (Anexo 1.2) el número de tipos funcionales se duplica, y mantiene constante el número de especies y de individuos por especies respecto a 1a. La diversidad funcional se incrementa ahora a 16, lo que demuestra la sensibilidad del índice al número de tipos funcionales. Igual tendencia se observa en 1c, donde se incrementa a cuatro el número de tipos funcionales y se obtiene un valor de $\sigma = 64$.

En el caso 2a (Anexo 1.3), donde el número de tipos funcionales ha disminuido a tres, aunque el número de especies se ha incrementado ligeramente a seis, el índice σ disminuye (54) respecto al caso 1c (64).

No obstante, en el caso 2b, si se compara con 1c, se demuestra que una pequeña disminución en el número de tipos funcionales, si va acompañada de un fuerte incremento en el número de especies para cada uno de los tipos funcionales restantes,

mantiene fijo el número total de individuos, así como la uniformidad en la distribución de estos para las especies y para los tipos funcionales, puede implicar un incremento en la diversidad funcional.

Hasta aquí se han visto distribuciones homogéneas de especies e individuos dentro de los tipos funcionales. En el caso tres (Anexo 1.4) se presentan distribuciones heterogéneas de estos.

El caso 3a (Anexo 1.4) es similar al caso 2a (Anexo 1.3) en cuanto al número de tipos funcionales, al número de especies por tipos funcionales y al número total de individuos, pero en este caso los individuos se encuentran heterogéneamente distribuidos entre las especies, de manera que existe una especie dominante en cada tipo funcional. Como se observa, para este caso, la diversidad funcional decrece respecto al caso 2a (de 54 a 48).

El caso 3b mantiene el mismo número de tipos funcionales que en el caso 3a, el mismo número de especies y el mismo número de individuos total. Ahora la diferencia respecto al caso 3a radica en que la heterogeneidad está dada no en el número de individuos por especies (que es ahora uniforme) sino en el número de especies por tipos funcionales (y por tanto también en el número de individuos por tipo funcional). En este caso la diversidad funcional disminuye respecto al caso 3a.

En el caso 3c, respecto al 3b, se mantiene igual el número de tipos funcionales, el número de especies por tipos funcionales y el número total de individuos, sin embargo el número de individuos por especies es tal que, aunque existe cierta heterogeneidad en la distribución de individuos por especies, esta distribución de individuos es uniforme para los tipos funcionales y por consiguiente, como se observa, la diversidad funcional en el caso 3c es mayor que en el caso 3b.

El índice de diversidad funcional σ , constituye un índice influenciado por la dominancia (uniformidad o equidad) si se analiza a la luz de la clasificación realizada para estos índices (Mouchet *et al.*, 2010), de manera que la diversidad funcional es mayor cuanto más equitativamente están distribuidos los individuos que conforman las especies y estas en los tipos funcionales.

El índice tiende a ser más susceptible a los cambios en la equidad de individuos entre los diferentes tipos funcionales que entre las especies que integran a estos (véanse las variaciones en los casos 3a, 3b y 3c del Anexo 1.4).

En general, la diversidad funcional será mayor cuando las comunidades tengan más tipos funcionales (σ en 1c > σ en 1b), cuando tengan más especies por tipos funcionales (σ en 2b > σ en 2a), cuando las especies están mejor distribuidas entre los tipos funcionales (σ en 3a > σ en 3b) y cuando los individuos estén mejor distribuidos entre los tipos funcionales y las especies (σ en 3c > σ en 3b y σ en 2a > σ en 3a).

Puede verificarse, de los casos analizados, que el mayor valor posible de la diversidad funcional en una comunidad de S especies y T tipos funcionales es el valor ST^2 y este se alcanza cuando los individuos se encuentran homogéneamente distribuidos en las especies y estas en los tipos funcionales.

Es evidente que dos comunidades con el mismo valor para la diversidad de especies pueden tener diferentes valores de diversidad funcional. Por ejemplo, los casos 2a y 3b tienen el mismo número de especies y el mismo número de individuos por especies, con lo cual el valor de cualquier índice de biodiversidad resultará el mismo, sin embargo el índice de diversidad funcional arroja dos valores diferentes, debido a que este último

brinda información adicional referida a cómo se distribuyen estas especies y los individuos en los tipos funcionales que componen la comunidad.

Menos evidente puede resultar el hecho que se observa al comparar los casos 3b y 3c. En este caso la diversidad calculada mediante el coeficiente inverso de Simpson (según la ecuación tres en la página 11) es mayor para el caso 3b ($C_{inv} = 6$) que para el caso 3c ($C_{inv} = 4,5$) mientras que los valores de σ arrojan respectivamente 36 para el caso 3b y 40,5 para el caso 3c. Es decir, puede darse el caso de que una comunidad con menor diversidad específica según el índice inverso de Simpson, tenga mayor diversidad funcional según el índice σ , que otra con mayor diversidad específica según el mismo índice inverso de Simpson.

3.2.2 Diversidad funcional en ecótopos de Bosque semideciduo micrófilo

La riqueza de tipos funcionales en todos los sitios es tres ($T = 3$). En los sitios muy perturbados se reportaron cuatro especies cobertoras con 1 261 individuos, cuatro especies colonizadoras con 112 individuos y una especie estabilizadora con un individuo (ver Tabla 2).

En los sitios medianamente perturbados se reportan 12 especies cobertoras con 1 429 individuos, 11 especies colonizadoras con 1 922 individuos y 10 especies estabilizadoras con 221 individuos. En los sitios poco perturbados se reportan 10 especies cobertoras con 1 425 individuos, nueve especies colonizadoras con 2 633 individuos y 11 especies estabilizadoras con 406 individuos.

La Figura 4 muestra las distribuciones de especies, individuos y abundancias relativas por tipos funcionales según los niveles de perturbación.

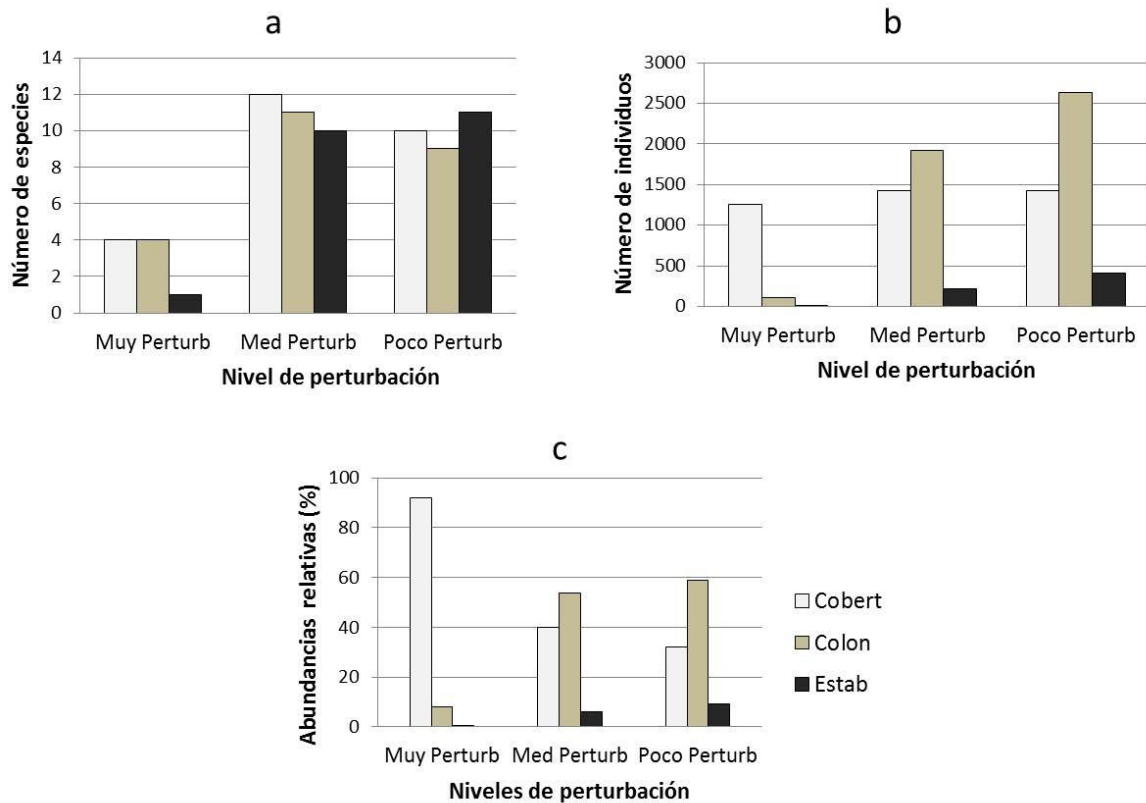


Figura 4. Distribuciones de especies, individuos por tipo funcionales y nivel de perturbación.

En la Tabla 2 se muestran las especies por tipos funcionales y el número de individuos por especies en cada sitio, y diversidad funcional calculada. Para los sitios muy perturbados se obtiene el menor valor de la diversidad funcional ($\sigma = 1,56$) mientras que para los sitios medianamente perturbados y poco perturbados, la diversidad funcional, aunque significativamente más alta que en los sitios muy perturbados, se mantiene en valores próximos ($\sigma = 26,33$ y $\sigma = 28,65$ respectivamente).

Tabla 2. Diversidad funcional para sitios sometidos a diferentes niveles de perturbación.

TF	Especies	Muy		Mediana		Poco	
		Pr	n_{ij}	Pr	n_{ij}	Pr	n_{ij}
Cobertoras	<i>Vachellia macracantha</i>	1	1198	1	154	1	14
	<i>Senna atomaria</i>	1	56	1	36	1	15
	<i>Croton lucidus</i> L.	0	0	1	292	1	836
	<i>Colubrina elliptica</i>	0	0	1	656	1	157
	<i>Bursera simaruba</i>	0	0	1	98	1	242
	<i>Exostema caribaeum</i>	0	0	1	91	1	107
	<i>Tecoma stans</i>	1	4	1	41	1	37
	<i>Melochia tomentosa</i>	1	3	1	24	0	0
	<i>Zanthoxylum fagara</i>	0	0	1	16	0	0
	<i>Coulteria linnaei</i>	0	0	1	4	0	0
	<i>Plumeria obtusa</i> .	0	0	1	15	1	9
	<i>Tabebuia myrtifolia</i>	0	0	0	0	1	3
	<i>Thouinia trifoliata</i>	0	0	1	2	1	5
	Total Cobertoras	$S_j = 4$	$m_j = 1261$	$S_j = 12$	$m_j = 1469$	$S_j = 10$	$m_j = 1425$
Colonizadoras	<i>Rauwolfia ligustrina</i>	1	7	0	0	0	0
	<i>Bourreria virgata</i>	1	29	1	112	0	0
	<i>Randia aculeata</i>	1	54	1	1126	0	0
	<i>Erythroxylum havanense</i>	1	29	1	212	0	0
	<i>Eugenia monticola</i>	0	0	1	67	1	228
	<i>Adelia ricinella</i>	0	0	1	83	1	26
	<i>Zanthoxylum pistaciifolium</i>	0	0	1	21	1	3
	<i>Diospyros grisebachii</i>	0	0	1	78	1	90
	<i>Amyris elemifera</i>	0	0	1	11	1	26
	<i>Sideroxylon salicifolium</i>	0	0	1	20	1	77
	<i>Gymnanthes lucida</i>	0	0	1	82	1	987
	<i>Coccoloba diversifolia</i>	0	0	1	110	1	534
	<i>Heterosavia bahamensis</i>	0	0	0	0	1	662
	Total Colonizadoras	$S_j = 4$	$m_j = 119$	$S_j = 11$	$m_j = 1922$	$S_j = 9$	$m_j = 2633$
Estabilizadoras	<i>Erithalis fruticosa</i>	0	0	1	97	1	74
	<i>Eugenia cowelli</i>	0	0	1	46	1	8
	<i>Guettarda elliptica</i>	0	0	1	11	0	0
	<i>Eugenia iteophylla</i>	0	0	1	8	1	8
	<i>Pseudocarpidium avicennioides</i>	0	0	1	8		0
	<i>Picrodendron baccatum</i>	0	0	0	0	1	12
	<i>Guettarda cueroensis</i>	0	0	1	21	1	23
	<i>Cordia gerascanthus</i>	0	0	1	3	1	21
	<i>Crossopetalum rhacoma</i>	0	0	1	15	1	164
	<i>Pseudocarpidium ilicifolium</i>	0	0	1	10	1	56
	<i>Erythroxylum rotundifolium</i>	1	1	1	2	1	26
	<i>Banara minutiflora</i>	0	0	0	0	1	7
	<i>Citharexylum spinosum</i>	0	0	0	0	1	7
	Total Estabilizadoras	$S_j = 1$	$m_j = 1$	$S_j = 10$	$m_j = 221$	$S_j = 11$	$m_j = 406$
		$T = 3$	$N = 1941$	$T = 3$	$N = 3020$	$T = 3$	$N = 4472$
	Diversidad Funcional	$\sigma = 1,56$		$\sigma = 26,33$		$\sigma = 28,65$	

Nota: n_{ij} : número de individuos de la especie i del tipo funcional j. S_j : número de especies en el tipo funcional j. m_j : número de individuos en el tipo funcional j. T : número de tipos funcionales. N : número total de individuos.

Debe tenerse en cuenta que en el caso que se analiza no se considera ningún sitio exento de perturbaciones. Los sitios considerados como poco perturbados, han tenido, incluso, un nivel de perturbación en algún momento de su devenir histórico. Esto puede ser la causa de la proximidad de los valores de diversidad funcional entre estos y los medianamente perturbados. Estos aspectos deben ser estudiados con más profundidad en el futuro.

Estos resultados significan que, aunque en todos los sitios están presentes los tres tipos funcionales definidos, en los sitios medianamente y poco perturbados, no solo hay más especies por cada tipo funcional (y por lo tanto mayor riqueza de especies), sino que la redundancia funcional del sitio (y en consecuencia la resiliencia de estos frente a las perturbaciones externas) es mayor que en los sitios muy perturbados. Además significa que en los sitios poco perturbados las especies y los individuos están más homogéneamente distribuidos entre los tres tipos funcionales que en los sitios medianamente perturbados, y en estos últimos mejor que en los sitios muy perturbados. Esta diferencia resulta difícil de evaluar a simple vista a partir de los gráficos de la Figura 4 (a, b y c), fundamentalmente para sitios poco y medianamente perturbados, pero se determina fácilmente cuando se aplica el índice σ y se tiene en cuenta el significado del mismo.

Este resultado no puede ser interpretado a partir de los índices de diversidad convencionales (Tabla 3). La mayor riqueza de especies (S), se reportó en los sitios medianamente perturbados, con 33 especies. La menor riqueza, con solo 9 especies, se reportó en los sitios muy perturbados, lo que coincide con lo reportado en la literatura para otras latitudes (Bhuyan *et al.*, 2003; Mishra *et al.*, 2004 y Sahu *et al.*, 2008), sobre

todo en lo referente a la drástica disminución de la riqueza de especies si aumentan las perturbaciones, tal como expresan Mishra *et al.* (2004), aunque se contradicen los resultados obtenidos por Kumar y Ram (2005) en este sentido, quienes encontraron la mayor riqueza de especies en los sitios más perturbados.

Tabla 3. Comparación entre índices de diversidad convencionales y el propuesto con diferente nivel de perturbación.

Niveles de perturbación	S	λ	Cinv	H	σ
Muy perturbados	9	0,54	1,85	0,95	1,56
Medianamente perturbados	33	0,15	6,59	2,22	26,33
Poco perturbados	30	0,13	7,67	2,40	28,65

S: Riqueza de especies; λ : Dominancia según el índice de Simpson, Cinv: Diversidad según el inverso de Simpson, H: índice de Shannon-Weaver y σ : diversidad funcional, para sitios con diferentes niveles de perturbación.

3.3 Estructura regenerativa

En el Anexo 1.5 se presenta la forma del vector de estado regenerativo para cada tipo funcional en los sitios. En sentido general, existen grandes diferencias en el vector entre todas las especies y para los diferentes sitios.

En la Tabla 4, se muestran los resultados de las densidades de plántulas, juveniles y adultos estimados para 0,1 ha y la calidad de la regeneración en cada estado regenerativo según el nivel de perturbación. Además de la cuantificación, una diferencia sustancial de la evaluación que aquí se realiza sobre la calidad de la regeneración con respecto al criterio de Pandey y Shukla (2003) radica en que los casos en que el número de plántulas es mayor que el de juveniles, pero este es menor que el de adultos, lo que resultó frecuente, califican como muy pobres solo si el número de juveniles es menor que el 60% de los adultos. En la clasificación de Pandey y Shukla (2003) casos de este tipo califican directamente como muy pobres.

Tabla 4: Estructura y calidad regenerativa para los tipos funcionales según el nivel de perturbación

TF	Especies	Muy Pert				Med Pert				Poco Pert			
		P	J	A	Reg	P	J	A	Reg	P	J	A	Reg
Cobertoras	<i>Vachellia macracantha</i>	901	18	39	Mp	10	13	38	Mp	0	0	7	Nr
	<i>Senna atomaria</i>	10	3	31	Mp	0	3	12	Mp	0	1	7	Mp
	<i>Colubrina elliptica</i>	0	0	0	Nr	30	18	68	Mp	0	22	62	Mp
	<i>Croton lucidus</i>	0	0	0	Nr	155	2	105	Mp	16	6	273	Mp
	<i>Bursera simaruba</i>	0	0	0	Nr	20	6	13	Mp	60	25	44	Mp
	<i>Exostema caribaeum</i>	0	0	0	Nr	0	11	26	Mp	0	25	33	P
	<i>Tecoma stans</i>	0	0	3	Nr	5	4	7	R	0	5	15	Mp
	<i>Melochia tomentosa</i>	0	0	2	Nr	0	0	10	Nr	0	0	0	Nr
	<i>Zanthoxylum fagara</i>	0	0	0	Nr	5	0	1	Mp	0	0	0	Nr
	<i>Couleria linnaei</i>	0	0	0	Nr	0	0	1	Nr	0	0	0	Nr
	<i>Plumeria obtusa</i>	0	0	0	Nr	0	1	5	Mp	0	1	4	Mp
	<i>Tabebuia myrtifolia</i>	0	0	0	Nr	0	0	0	Nr	0	1	1	Mp
	<i>Thouinia trifoliata</i>	0	0	0	Nr	0	0	0	Nr	0	0	3	Nr
	Total cobertoras	911	22	76	Mp	227	59	286	Mp	22	85	448	Mp
Colonizadoras	<i>Rauwolfia ligustrina</i>	0	2	4	Mp	0	0	0	Nr	0	0	0	Nr
	<i>Bourreria virgata</i>	21	2	1	R	5	16	24	Mp	0	0	0	Nr
	<i>Randia aculeata</i>	40	3	0	R	310	16	124	Mp	20	22	79	Mp
	<i>Erythroxylum havanense</i>	20	3	0	R	75	1	8	Mp	0	2	12	Mp
	<i>Eugenia monticola</i>	0	0	0	Nr	20	2	5	Mp	0	1	1	Mp
	<i>Adelia ricinella</i>	0	0	0	Nr	10	3	20	Mp	0	0	0	Nr
	<i>Zanthoxylum pistaciifolium</i>	0	0	0	Nr	5	2	1	R	0	0	0	Nr
	<i>Diospyros grisebachii</i>	0	0	0	Nr	5	25	1	R	7	18	23	Mp
	<i>Amyris elemifera</i>	0	0	0	Nr	0	3	1	Mp	0	24	17	P
	<i>Sideroxylon salicifolium</i>	0	0	0	Nr	5	2	0	P	0	2	12	Mp
	<i>Gymnanthes lucida</i>	0	0	0	Nr	15	2	15	Mp	10	75	351	Mp
	<i>Coccoloba diversifolia</i>	0	0	0	Nr	35	6	3	R	14	30	108	Mp
	<i>Heterosavia bahamensis</i>	0	0	0	Nr	0	0	0	Nr	14	35	171	Mp
	Total colonizadoras	81	10	5	R	487	80	202	Mp	42	20	774	Mp
Estabilizadoras	<i>Erithalis fruticosa</i>	0	0	0	Nr	35	2	1	R	0	5	34	Mp
	<i>Eugenia cowelli</i> Britton	0	0	0	Nr	5	1	12	Mp	0	1	4	Mp
	<i>Guettarda elliptica</i>	0	0	0	Nr	0	0	4	Nr	7	22	59	Mp
	<i>Eugenia iteophylla</i>	0	0	0	Nr	0	0	3	Nr	7	11	12	Mp
	<i>Pseudocarpidium avicennioides</i>	0	0	0	Nr	0	1	2	Mp	7	3	2	R
	<i>Picrodendron baccatum</i>	0	0	0	Nr	0	0	0	Nr	7	0	7	Mp
	<i>Guettarda cueroensis</i>	0	0	0	Nr	0	0	8	Nr	0	0	0	Nr
	<i>Cordia gerascanthus</i>	0	0	0	Nr	0	0	1	Nr	0	0	0	Nr
	<i>Crossopetalum rhacoma</i>	0	0	0	Nr	5	0	0	Mp	0	1	3	Nr
	<i>Pseudocarpidium ilicifolium</i>	0	0	0	Nr	0	3	1	Mp	0	3	4	Mp
	<i>Erythroxylum rotundifolium</i>	0	1	0	Mp	0	0	1	Nr	0	1	10	Mp
	<i>Banara minutiflora</i>	0	0	0	Nr	0	0	0	Nr	0	1	3	Mp
	<i>Citharexylum spinosum</i>	0	0	0	Nr	0	0	0	Nr	0	0	4	Nr
	Total estabilizadoras	0	1	0	Mp	46	8	34	Mp	28	47	141	Mp

P, J y A: densidades estimadas para 0,1 ha de plántulas, juveniles y adultos. Reg: Calidad de la regeneración. R: regular. P: Pobre. Mp: Muy pobre. Nr: Sin regeneración.

3.3.1 Estructura regenerativa y tipos funcionales

El 76,9% de las especies que conforman los tipos funcionales de respuesta a las perturbaciones en el Bosque semideciduo micrófilo de la Reserva Ecológica Siboney Juticí, presentan una regeneración calificada como muy pobre, pobre o simplemente no muestran regeneración en la actualidad. De las 39 especies estudiadas, solo nueve presentan una regeneración regular en al menos uno de los sitios, dos califican como pobres y 22 como muy pobres. Ninguna presentó una buena regeneración y seis especies no tienen regeneración (sin plántulas ni juveniles en ninguno de los sitios).

Las cobertoras *Vachellia macracantha* y *Senna atomaria* presentan la mayoría de las plántulas y juveniles en los sitios muy perturbados, mientras que *Croton lucidus*, *Colubrina elliptica* y *Bursera simaruba*, presentan una mejor regeneración en los sitios medianamente perturbados y poco perturbados.

Si se considera que los espacios descubiertos presentan mayores dimensiones en los sitios muy perturbados que en los medianamente perturbados y son menores aún en sitios poco perturbados, este resultado podría confirmar las suposiciones anteriores respecto a que *Colubrina elliptica* y *Bursera simaruba*, aun cuando se ubican dentro del tipo funcional de las cobertoras, se establecen en claros de menores dimensiones que *Vachellia macracantha* y *Senna atomaria*. Tres especies de las cobertoras no presentan plántulas en ningún sitio, solo juveniles y adultos. Cuando se considera globalmente el tipo funcional de las cobertoras se comprueba que siempre existen plántulas, juveniles o adultos de diferentes especies en todos los sitios, aunque su mayor riqueza se presenta en los sitios medianamente perturbados, lo que puede deberse a la mayor

heterogeneidad espacial en estos sitios en lo referido a las dimensiones y distribución de los espacios abiertos y cubiertos.

Las plántulas de cobertoras, en general, son más abundantes en los sitios muy perturbados, disminuyen hacia los sitios medianamente perturbados y son menores en los sitios poco perturbados, donde la cobertura arbórea es mayor. Los juveniles y adultos aumentan discretamente desde los sitios muy perturbados hacia los poco perturbados. El comportamiento de los componentes de la regeneración para las especies cobertoras se muestra en la Figura 5a.

En el tipo funcional colonizadoras se encuentran seis de las nueve especies con mejor regeneración en el área: *Bourreria virgata*, *Randia aculeata*, *Erythroxylum havanense*, *Zanthoxylum pistaciifolium*, *Diospyros grisebachii*, y *Coccoloba diversifolia*, aunque estas califican como regular. La mejor calidad de la regeneración no coincide necesariamente con el sitio en que las especies tienen la mayor cantidad de individuos en los tres estados regenerativos. *Bourreria virgata*, *Randia aculeata* y *Erythroxylum havanense* presentan mayor cantidad de individuos en los sitios medianamente perturbados pero poseen mejor calidad de la regeneración en sitios muy perturbados. *Diospyros grisebachii*, y *Coccoloba diversifolia*, poseen mayor número de individuos en los sitios poco perturbados y están regenerativamente mejor estructuradas en sitios medianamente perturbados.

Cinco de las seis especies colonizadoras con mejor estructura regenerativa presentan mejor regeneración en sitios más perturbados que en los que poseen mayor número de individuos. Lo anterior puede sugerir una influencia diferente entre el número total de individuos y la estructura regenerativa sobre la viabilidad de las especies. Este resultado coincide, por tanto, con Kolehmainen y Mutikainen (2007) en que se debe ser cauteloso al

realizar afirmaciones sobre la viabilidad de una población solo a partir de un censo demográfico simple.

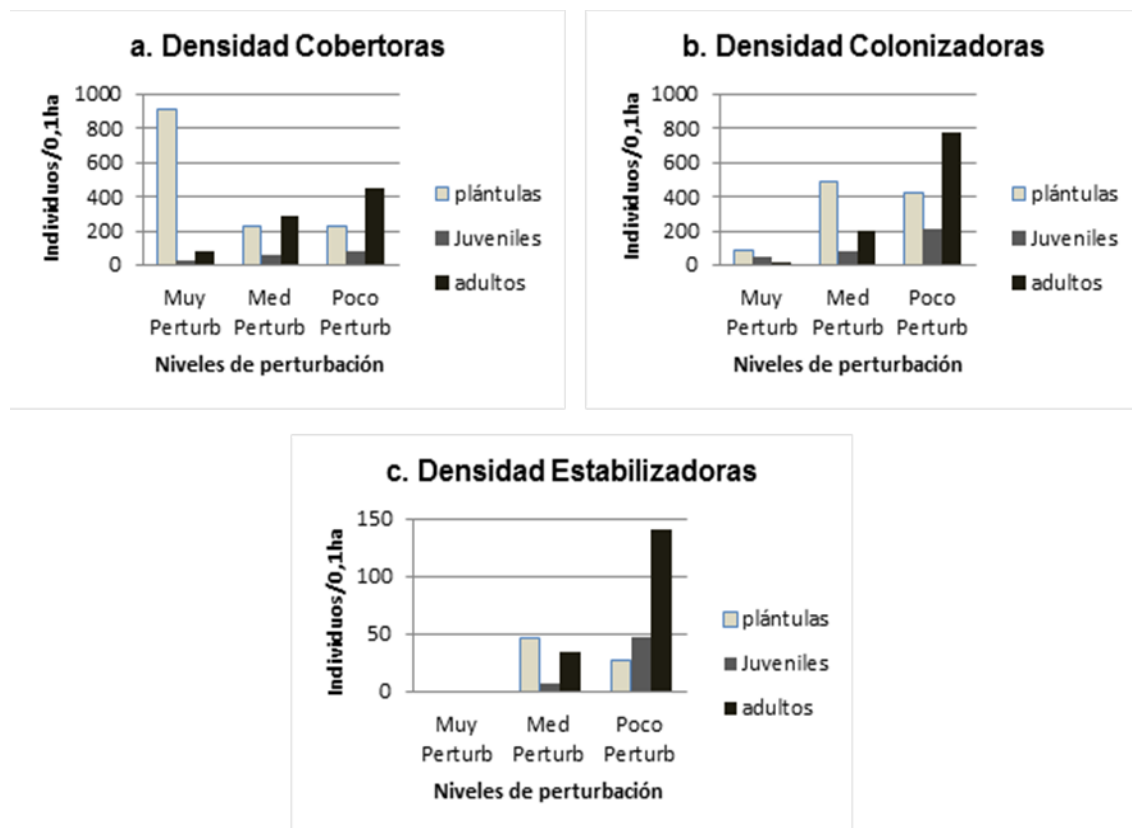


Figura 5. Estado regenerativo por nivel de perturbación para cada tipo funcional.

Las colonizadoras presentan plántulas, juveniles y adultos en todos los sitios, aunque la mayor riqueza de especies para todos los estados regenerativos la presentan en los sitios medianamente perturbados. Los juveniles y adultos aumentan desde los sitios muy perturbados hacia los poco perturbados, pero las plántulas son más abundantes en los medianamente perturbados. Los juveniles son los más escasos en todos los sitios, pero se observa una tendencia sostenida al aumento desde los sitios muy perturbados hacia los poco perturbados (Figura 5b).

Las estabilizadoras presentan solo dos especies con una estructura calificada como regular: *Erithalis fruticosa* y *Pseudocarpidium avicennioides*. *Erithalis fruticosa* tiene mejor

estructura regenerativa en sitios medianamente perturbados y *Pseudocarpidium avicennioides* en sitios poco perturbados. Tres de las seis especies sin regeneración observada son estabilizadoras. La mayor riqueza de especies en los tres estados regenerativos se alcanza en los sitios poco perturbados (Figura 5c) y, en general, la mayoría de estas especies alcanza sus mayores poblaciones en estos sitios, sin que por ello mejore su estructura regenerativa.

Las especies estabilizadoras presentan la mayor densidad de plántulas en los sitios medianamente perturbados y ninguna en muy perturbados. Los juveniles y adultos de estabilizadoras, como en el caso de los otros dos tipos funcionales, aumentan hacia los sitios poco perturbados, donde alcanzan la densidad máxima.

Estos resultados coinciden con los de Pandey y Shukla (2003) en cuanto a la diversidad de estados regenerativos entre las especies y en que muchas especies no presentan plántulas o juveniles en algunos de los sitios que se han estudiado. Las causas de este factor en el presente estudio pueden estar determinadas por circunstancias similares a las que plantean estos autores y a lo referido por Navarro *et al.* (2006) fundamentalmente la escasez de nutrientes en los suelos pobres derivados de calizas recientes y las limitaciones hídricas del territorio. La menor proporción de juveniles respecto a plántulas denota una mortalidad de estas que debe estar asociada a las perturbaciones presentes en los sitios muy y medianamente perturbados. En efecto, las perturbaciones presentes en los sitios muy o medianamente perturbados (corta de forraje, pastoreo, incendios ocasionales) pueden estar produciendo una erosión de la capacidad de respuesta del sistema boscoso al régimen cambiante de perturbaciones naturales y antrópicas.

No se coincide exactamente con los resultados obtenidos por Sagar y Singh (2005) respecto a que todas las especies tienen un máximo de plántulas, juveniles y adultos en sitios de mínimas perturbaciones. Sin embargo, hay coincidencia cuando se les agrupa en tipos funcionales en cuanto a adultos y juveniles (Figura 5), pero las plántulas, fundamentalmente de colonizadoras y estabilizadoras son más abundantes en los sitios medianamente perturbados. Esto además, coincide con Makana y Thomas (2006) en cuanto a que los rasgos funcionales de las especies influyen en la presencia y abundancia de sus estados regenerativos en áreas sometidas a diferentes rangos de perturbación.

La mayor coincidencia con las conclusiones de Sagar y Singh (2005) radica en que tanto el nivel de perturbación como la naturaleza de las especies influyen en la regeneración. Se puede afirmar que este es un elemento que refuerza la necesidad de considerar, en las estrategias de restauración ecológica, el enfoque de tipos funcionales y la redundancia al interior de estos como un elemento que fortalece la capacidad de recuperación del sistema frente a un amplio rango de perturbaciones según se ha planteado (Thompson, 2009; Petchey y Gaston, 2009).

Al comparar con los resultados de Bhuyan *et al.* (2003) y si se considera que aquí no se ha clasificado ningún sitio como no perturbado, se puede asumir una posible correspondencia entre los sitios ligeramente perturbados referidos por esos autores y sitios poco perturbados descritos en este estudio. Para los tres tipos funcionales el número de juveniles es mayor en los sitios poco perturbados, lo cual coincide con el resultado de Bhuyan *et al.* (2003). Sin embargo, en este estudio el número de plántulas colonizadoras y estabilizadoras es siempre mayor en sitios medianamente perturbados, lo que entonces parece coincidir con los estudios que encontraron mayor regeneración de

especies arbóreas y arbustivas leñosas en sitios con un nivel medio de apertura del dosel arbóreo superior derivados de alguna actividad agrícola o forestal de mediana intensidad (Makana y Thomas, 2006; Cusack y Montagnini, 2004). En esto puede incidir la caracterización cualitativa de los niveles de perturbación realizada por esos autores, que siempre es relativa y depende de su referencia al nivel máximo o mínimo de perturbaciones en la localidad dada. Lo que para unos autores es muy perturbado o poco perturbado, podría ser medianamente perturbado en otra localidad.

Por otro lado, si se tiene en cuenta que el número de juveniles para todos los tipos funcionales es siempre mayor en los sitios poco perturbados, entonces se puede suponer que aunque la abundancia de plántulas es mayor en los sitios medianamente perturbados, la probabilidad de que estas alcancen el estado de juveniles puede estar siendo mayor en los sitios poco perturbados para todos los tipos funcionales de plantas, debido a la disminución de las actividades antrópicas.

En todos los tipos funcionales existen especies con poblaciones regresivas (Kolehmainen y Mutikainen, 2007) para las que solo se reportan adultos sin que se haya verificado el reclutamiento de nuevas plántulas y juveniles. No obstante la realización de estudios sobre la viabilidad poblacional de algunas de las especies podría arrojar más luz sobre la dinámica real de su comportamiento en función de los niveles de perturbación.

3.4 Interacciones

Inicialmente se determinó el indicador para evaluar el efecto de las interacciones que luego se aplicó a los sitios estudiados.

3.4.1 Indicador para el balance relativo de las interacciones

En las tablas de contingencia elaboradas al respecto se tienen i elementos correspondientes a individuos de especies meta en cualquiera de los estados regenerativos, y j especies potencialmente diana cubriendo los parches.

El residual ajustado d_{ij} permite estimar el nivel de significación independientemente de las frecuencias esperadas y observadas aunque en todos los casos se tomarán como estrictamente válidos aquellos en que la frecuencia esperada es mayor que uno (en este caso $\varepsilon_{ij} > 1$) (Quinn y Keough, 2002).

Para evaluar el efecto de la interacción en las especies meta cuando se produce un cambio en la superficie del parche cubierto por la especie diana, considerando s_d a la superficie ocupada por la especie diana, se plantea la ecuación:

$$N_m(s_d) = N_{m_0} + \psi * s_d + \delta \quad (16)$$

donde:

$N_m(s_d)$ es el número de individuos de la especie meta como función de la superficie ocupada por la especie diana.

N_{m_0} es el número de individuos de la especie meta en el resto del espacio no ocupado por la especie diana.

ψ es el incremento esperado específico, de manera tal que:

$$\psi = \frac{\varepsilon}{s_{dT}} \quad (17)$$

y el incremento $\psi * s_d$ es debido solo al incremento de la superficie disponible para la especie meta, independientemente de la presencia de la diana, aunque toma como referencia la superficie de esta. En (17) s_{dT} es la superficie total observada de la especie diana.

El parámetro δ es la variación del número de individuos de la especie meta debida a la variación de la especie diana, de manera tal que

$$\delta = f(s_d) = \frac{(\mu - \varepsilon)}{s_{dT}} * s_d \quad (18)$$

o

$$\delta = \delta_r * s_d \quad (19)$$

donde

$$\delta_r = \frac{(\mu - \varepsilon)}{s_{dT}} \quad (20)$$

Como se observa, la variación de $N_m(s_d)$ debido a δ si es función de la superficie de la especie diana.

Son posibles los siguientes casos:

1º. Si $\delta_r = 0$, no hay interacción y en teoría $N_m(s_d) = N_{m_0} + \psi * s_d$

2º. Si δ_r es positivo, entonces se documenta la facilitación y se incrementa el número de individuos de la especie meta al incrementarse la superficie ocupada por la especie diana según el valor de δ_r .

3º. Si δ_r es negativo, entonces se documenta la competencia y disminuye el número de individuos de la especie meta al incrementarse la superficie ocupada por la especie diana según el valor absoluto de δ_r .

En todos los casos se considera que se ha obtenido $|d_{ij}| \geq 1,5$. En la ecuación (16) cuando $s_d = 0$, se tiene que $N_m = N_{m_0}$.

Al término δ_r se le puede denominar “balance relativo de la interacción” y constituye una medida del efecto sobre una especie (especie meta) debido a la presencia de otra (especie diana).

La utilización de δ_r como indicador permite no solo identificar la existencia de facilitación, como la mayoría de los estudios consultados (Tewksbury y Lloyd 2001, Arroyo *et al.*, 2003; Drezner, 2006), sino que posibilita definir la existencia de competencia y evaluar el efecto de ambas interacciones. También permite definir cuando las especies o los estados regenerativos de estas se encuentran asociados de manera más significativa a parches o a espacios abiertos.

Igualmente se puede documentar el cambio de facilitación a competencia, referido en la literatura (Schiffers y Tielbörger, 2006; Castillo *et al.*, 2010; Valiente-Banuet y Verdu, 2007; Valiente-Banuet y Verdu, 2008; Maestre *et al.*, 2009) cuando en una misma especie diana los valores de d_{ij} son significativos para los tres estados de una especie meta, pero los δ_r son positivos para las plántulas o juveniles de la especie meta y negativos para los individuos adultos de la misma, en cuyo caso se interpreta que la nodriza facilita el establecimiento de plántulas y juveniles pero dificulta que estos se conviertan en adultos.

3.4.2 Balance relativo de las interacciones en el Bosque semideciduo micrófilo

En los sitios muy perturbados solo se verifican interacciones de facilitación (Tabla 5)

Tabla 5: Interacciones en sitios muy perturbados.

Especies diana	Especies meta		δ_r
	Especie	Estado	
<i>Vachellia macracantha</i>	<i>Rauvolfia ligustrina</i>	plántulas	0,027
	<i>Bourreria virgata</i>	plántulas	0,027
	<i>Randia aculeata</i>	plántulas	0,027

Los valores de δ_r documentados en los sitios medianamente perturbados se muestran en la Tabla 6. En estos sitios predomina la facilitación por especies cobertoras a las especies colonizadoras. *Colubrina elliptica* y *Tecoma stans*, aunque parecen facilitar a los juveniles de *Randia aculeata* en estos sitios presentan ambas el mismo δ_r negativo para las

plántulas de esta especie lo cual apunta al hecho de que las primeras se han establecido en espacios muy cercanos y ocupan el espacio superior a los juveniles o a plántulas preestablecidas cubiertas por otra especie no existente en la actualidad. *Colubrina elliptica* parece tener comportamientos similares respecto a individuos adultos de las *Erythroxylum havanense*), *Adelia ricinella* y *Amyris elemifera*.

Entre las especies facilitadoras, en sitios medianamente perturbados, se encuentran también las estabilizadoras *Guettarda cueroensis* y *Pseudocarpidium avicennioides*.

Tabla 6: Interacciones en sitios medianamente perturbados.

Especies diana	Especies meta		δ_r
	Especie	Estado	
<i>Vachellia macracantha</i>	<i>Randia aculeata</i>	plántulas	0,049
		juveniles	2,811
	<i>Erythroxylum havanense</i>	plántulas	0,134
	<i>Guettarda cueroensis</i>	juveniles	0,049
<i>Senna atomaria</i>	<i>Randia aculeata</i>	juveniles	0,973
		adultos	0,655
	<i>Erythroxylum havanense</i>	plántulas	0,296
<i>Colubrina elliptica</i>	<i>Randia aculeata</i>	plántulas	-0,295
		juveniles	0,091
	<i>Erythroxylum havanense</i>	juveniles	0,067
		adultos	0,151
	<i>Adelia ricinella</i>	adultos	0,075
	<i>Amyris elemifera</i>	adultos	0,151
<i>Tecoma stans</i>	<i>Randia aculeata</i>	plántulas	-0,295
		juveniles	2,957
<i>Randia aculeata</i>	<i>Randia aculeata</i>	plántulas	0,630
		juveniles	0,273
<i>Guettarda cueroensis</i>	<i>Randia aculeata</i>	plántulas	0,876
	<i>Erythroxylum havanense</i>	plántulas	0,296
		juveniles	0,18
<i>Pseudocarpidium avicennioides</i>	<i>Randia aculeata</i>	plántulas	0,529
		juveniles	0,576

En los sitios poco perturbados se verifica tanto la facilitación como la competencia (Tabla 7). *Bursera simaruba* presenta respecto a *Gymnanthes lucida* un comportamiento similar a *Colubrina elliptica* respecto a otras colonizadoras en sitios medianamente perturbados.

En estos casos no se puede hablar de facilitación, pues no se ha comprobado ese comportamiento respecto a plántulas o juveniles. Lo más probable es que, como en el caso anterior, *Bursera simaruba* se establece en espacios abiertos de pequeñas dimensiones cercanos, crece relativamente rápido y cubre a los individuos de *Gymnanthes lucida* preexistentes.

Tabla 7: Interacciones en sitios poco perturbados.

Especies diana	Especies meta		δ_r
	Especie	Estado	
<i>Vachellia macracantha</i>	<i>Diospyros grisebachii</i>	plántulas	0,439
	<i>Gymnanthes lucida</i>	plántulas	0,797
		juveniles	0,861
<i>Bursera simaruba</i>	<i>Gymnanthes lucida</i>	adultos	0,795
<i>Picrodendron baccatum</i>	<i>Gymnanthes lucida</i>	plántulas	0,095
		adultos	-0,301
	<i>Erythroxylum rotundifolium</i>	plántulas	0,063
	<i>Coccoloba diversifolia</i>	plántulas	0,063
<i>Crossopetalum rhacoma</i>	<i>Gymnanthes lucida</i>	juveniles	0,076
<i>Gymnanthes lucida</i>	<i>Coccoloba diversifolia</i>	adultos	-0,216
	<i>Heterosavia bahamensis</i>	adultos	-0,232
<i>Coccoloba diversifolia</i>	<i>Gymnanthes lucida</i>	plántulas	-0,048
	<i>Heterosavia bahamensis</i>	adultos	-0,232
	<i>Picrodendron baccatum</i>	adultos	-0,072
	<i>Bursera simaruba</i>	adultos	-0,064
<i>Heterosavia bahamensis</i>	<i>Gymnanthes lucida</i>	adultos	-0,630
<i>Sideroxylon salicifolium</i>	<i>Gymnanthes lucida</i>	adultos	-0,872
<i>Erithalis fruticosa</i>	<i>Gymnanthes lucida</i>	adultos	-0,872
<i>Banara minutiflora</i>	<i>Gymnanthes lucida</i>	adultos	-0,872

Respecto a posibles cambios en el tipo de interacción, solo pueden inferirse dos casos. *Randia aculeata* presenta δ_r positivos para plántulas y adultos bajo varias especies que se han mencionado más arriba, fundamentalmente en sitios medianamente perturbados y alguno en muy perturbados, sin embargo, aunque no hay δ_r negativos significativos bajo adultos de otras especies para adultos de *Randia aculeata*, estos presentan un δ_r positivo y significativo para las áreas abiertas en sitios medianamente perturbados lo que puede apuntar a que las plántulas y juveniles se establecen y desarrollan bajo nodrizas pero

alcanzan de manera más favorable la adultez cuando el espacio superior queda abierto (salvo en el caso de *Senna atomaria*, bajo la cual se observó δ_r positivo para adultos en sitios medianamente perturbados). *Gymnanthes lucida* bajo *Picrodendron baccatum*, en sitios poco perturbados presenta un δ_r positivo para las plántulas y negativo para los adultos lo que apunta a un cambio en el sentido de las interacciones entre estas especies. En el caso de *Amyris elemifera*, tanto los juveniles como los adultos fueron encontrados siempre bajo nodrizas en sitios medianamente perturbados para adultos bajo *Pseudocarpidium avicennioides* y bajo *Tecoma stans*, aunque este último puede ser discutible. Resulta llamativo que para espacios abiertos en sitios medianamente perturbados se encontró para adultos de esta especie $\delta_r = -0,040$. Al parecer los adultos de *Amyris elemifera* se establecen y alcanzan la madurez preferentemente bajo alguna nodriza.

La facilitación por parte de especies nodrizas sobre plántulas o juveniles de otras especies, aunque se evidencia también en sitios poco perturbados es más frecuente en este estudio en los sitios medianamente y muy perturbados. Si se tiene en cuenta que al nivel de estrés es atribuible también el nivel de perturbación (Maestre *et al.*, 2009), se deben considerar los sitios medianamente y muy perturbados como de mayor estrés, lo que hace coincidir los resultados aquí presentados con los de la mayoría de los autores que se han mencionado en este sentido (Zamora *et al.*, 2004; Michalet *et al.*, 2006, Valiente-Banuet y Verdu, 2007; Castillo *et al.*, 2010; Soliveres *et al.*, 2011; Gross *et al.*, 2013). Al pasar de sitios medianamente perturbados a poco perturbados, la facilitación se mantiene entre algunas especies y comienza a aparecer la competencia, haciéndose esta más frecuente en estos sitios, de manera coincidente con la denominada hipótesis del

gradiente de estrés (SGH), (Callaway y Walker, 1997; Callaway *et al.*, 2002; Valiente-Banuet y Verdu, 2008; Zamora *et al.*, 2004; Michalet *et al.*, 2006; Maestre *et al.*, 2009; Soliveres *et al.*, 2011).

La baja regeneración en los sitios medianamente y muy perturbados, debida probablemente a la incidencia del pastoreo, es un factor que distorsiona el conocimiento real de los procesos de facilitación y su verdadero rol en la recuperación de este sistema frente al resto de las perturbaciones presentes. Otras especies podrían estar sujetas a la facilitación, pero la ausencia de plántulas o juveniles imposibilita verificarla. En el futuro deberán realizarse estudios experimentales en ausencia de pastoreo para precisar la incidencia de la facilitación en la dinámica del Bosque semideciduo micrófilo y los mecanismos mediante los cuales esta se produce.

La facilitación es más común entre especies correspondientes a diferentes tipos funcionales y parece ser más demandada por especies de las denominadas colonizadoras. En los sitios muy perturbados las facilitadoras *Vachellia macracantha* y *Senna atomaria* son ambas cobertoras y facilitan a especies colonizadoras aunque estas últimas varían en sitios poco perturbados respecto de los muy y medianamente perturbados. De las nueve especies facilitadas, siete son colonizadoras *Rauvolfia ligustrina*, *Bourreria virgata*, *Randia aculeata*, *Erythroxylum havanense*, *Diospyros grisebachii*, *Gymnanthes lucida* y *Coccoloba diversifolia*.

De las especies estabilizadoras fueron identificadas como facilitadoras *Picrodendron baccatum*, *Guetarda cueroensis* y *Pseudocarpidium avicennioides*.

Los resultados de este estudio parecen coincidir con los de Uriarte *et al.* (2010) y Paine *et al.* (2010) en cuanto a que las características funcionales de las especies condicionan las interacciones entre estas.

En los sitios poco perturbados se incrementan las interacciones de tipo competitivo. Esto se comprueba para adultos de las especies *Coccoloba diversifolia*, *Gymnanthes lucida*, *Heterosavia bahamensis*, *Sideroxylon salicifolium*, todas colonizadoras. No obstante también se verifica la competencia entre la colonizadora *Gymnanthes lucida* y las estabilizadoras *Erithalis fruticosa*, *Picrodendron baccatum* y *Banara minutiflora*. Los datos obtenidos respecto a la demanda de espacios abiertos para adultos de 14 especies en sitios poco perturbados, constituyen además un elemento que apunta a que en estos sitios los adultos tienden a competir por el espacio y la luz.

Resulta interesante que Maestre *et al.* (2010) encuentran que la cobertura tiene más influencia sobre el funcionamiento del sistema que las interacciones. Si se considera que la presencia de plantas nodrizas aisladas es un elemento clave en la estructura y dinámica de los ecosistemas, lo que ha sido validado además en varios estudios (Valiente-Banuet y Verdu, 2008; Maestre *et al.*, 2010; Pugnaire *et al.* 2011) entonces resulta evidente que las interacciones positivas influyen de manera directa en el incremento de la cobertura vegetal y en el funcionamiento de estos ecosistemas, al menos desde el punto de vista que se analiza en este estudio.

De acuerdo con el enfoque que se sigue en este estudio, lo expuesto por Maestre *et al.* (2010) respecto a que la cobertura vegetal es más importante que las interacciones para el funcionamiento de los ecosistemas, es una evidencia de que en el mantenimiento de la integridad de los ecosistemas, tanto la composición como la estructura y las

interacciones, son importantes y que al alterar uno de sus atributos se alteran los otros. En el estudio de Maestre *et al.* (2010) al alterar la cobertura se está alterando la composición, esto implica ya una alteración de estructura y por tanto de las interacciones. En el presente estudio, a partir de los análisis realizados, no se considera más importante un atributo (de composición o de estructura) que otro de interacciones. Los elementos funcionales del sistema (desde el punto de vista funcional de que se trate) están profundamente interconectados y no se puede (al menos resultaría muy difícil) alterar algunos manteniendo constantes los otros.

El estudio de las interacciones en gradientes de perturbación al interior de sistemas con elevado estrés ambiental (climático y edáfico) debe ser priorizado en el futuro inmediato si se tiene en cuenta que, como se ha advertido, son particularmente sensibles a los factores antropogénicos que condicionan cambios ambientales, tales como los cambios en el uso del suelo y la invasión de especies (Michalet *et al.*, 2006).

3.5 Modelo funcional del Bosque semideciduo micrófilo

Los resultados previos permiten conformar un modelo conceptual del sistema boscoso objeto de estudio. Puede resumirse que en el Bosque semideciduo micrófilo de la Reserva Ecológica Siboney Juticé las especies se clasifican en tres tipos de acuerdo a su rol funcional en la dinámica postperturbación (cobertoras, colonizadoras y estabilizadoras). En cada tipo funcional existen varias especies con diferentes abundancias relativas, lo que le confiere al sistema una determinada diversidad funcional. Un grupo de estas especies actúan como verdaderas dinamizadoras del proceso de recuperación.

Las tasas de incremento de cada especie, dependen de la densidad de individuos de la misma y de otras especies correspondientes al mismo tipo funcional, y de la

disponibilidad de espacios abiertos o cubiertos, según las exigencias del tipo funcional. Las interacciones, cuando son verificadas, dependen del tipo funcional y del estado regenerativo de las especies interactuantes. Cuando entre dos individuos la interacción es positiva, uno de ellos facilita al otro y cuando es negativa ambos compiten.

El tránsito entre estados regenerativos está condicionado, teóricamente, por dependencias como las anteriormente descritas, pero se verifica de manera diferente según el estado regenerativo y el tipo funcional. Cambios en las interacciones, al variar el estado regenerativo, son verificables en el campo para varias especies.

3.5.1 Modelo matricial para el Bosque semideciduo micrófilo

Cualquier modelo de una comunidad que pretenda simular la evolución temporal de sus poblaciones debe tener en cuenta los siguientes aspectos: la densodependencia de las poblaciones (debida a la influencia de la densidad de individuos de la misma o de otras especies, según el caso) y la estocasticidad ambiental, de la cual forman parte las propias perturbaciones naturales y antrópicas (Morris y Doak, 2000; Damgaard, 2005). En nuestro caso, además, el tipo funcional de las especies y las interacciones de facilitación o competencia entre las estas.

Para la elaboración de un modelo matemático que describa teóricamente la demografía de las poblaciones de las especies consideradas en el bosque, teniendo en cuenta los aspectos arriba expuestos, se parte de la forma más general para el modelo matricial

$$\begin{pmatrix} P(t+1) \\ J(t+1) \\ A(t+1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} s_p & 0 & f \\ g_j & s_j & 0 \\ 0 & g_a & s_a \end{pmatrix} * \begin{pmatrix} P(t) \\ J(t) \\ A(t) \end{pmatrix} \quad (21)$$

De donde:

$$P(t+1) = s_p * P(t) + 0 + f * A(t) \quad (22)$$

$$J(t + 1) = g_j * P(t) + s_j * J(t) + 0 \quad (23)$$

$$A(t + 1) = 0 + g_a * J(t) + s_a A(t) \quad (24)$$

En el sistema anterior:

$P(t)$, $P(t + 1)$, $J(t)$, $J(t + 1)$, $A(t)$ y $A(t + 1)$ son el número de plántulas, juveniles y adultos en t y $t + 1$ respectivamente.

f es la fecundidad de los adultos, entendida como el número de nuevas plántulas establecidas que aparecen en $t + 1$ debidas a los adultos presentes en t .

s_p , s_j y s_a son las supervivencias de las plántulas, juveniles y adultos respectivamente, entendidas como el número de individuos del tiempo t que permanecerán como plántulas, juveniles o adultos en el $t + 1$.

g_j y g_a son las ganancias de juveniles y adultos en $t + 1$, entendidas como el número de plántulas en t que se transforman en juveniles en $t + 1$ (g_j) y el número de juveniles en t que se transforman en adultos en $t + 1$.

En el Anexo 4 se muestran en detalle los pasos realizados para la deducción de las ecuaciones de cambio que se exponen a continuación.

La ecuación (22) para las plántulas de las especies en todos los tipos funcionales puede escribirse, luego de los análisis pertinentes, en la forma:

$$P_i(t + 1) = P_i(t) + \phi_i \left(1 - \theta_p(t) \right) \left(1 - \Omega_p(t) \right) A_i(t) - d_{pi} \left(1 + \theta_p(t) + \Omega_p(t) \right) P_i(t) - g_{ji} P_i(t) \quad (25)$$

Donde:

P_i es el número de plántulas en el tiempo t .

A_i es el número total de adultos de la especie i .

ϕ_i es el coeficiente de fertilidad de la especie i .

d_{pi} es la mortalidad de las plántulas de la especie i .

K_{p_i} es la capacidad de carga del sitio para las plántulas de la especie i .

g_{j_i} es la ganancia de juveniles de la especie i , entendida como el número de plántulas de la especie en t transformadas en juveniles en $t+1$.

El término $\theta_p(t)$ contiene la dependencia respecto a la densidad de plántulas de la propia especie en el sitio. Representa la proporción entre las plántulas ya establecidas en el año t y las que el espacio disponible para la especie puede asimilar en ese año, o en otras palabras, que parte de la capacidad de carga para las plántulas de la especie ha sido ya cubierta.

El término $\Omega_p(t)$ contiene la dependencia respecto a la densidad de plántulas del resto de las especies del mismo tipo funcional. Representa la proporción entre las plántulas del resto de las especies ya establecidas en el año t y las que el espacio disponible para esas especies, en ausencia de la especie i , puede asimilar, o en otras palabras, que parte de la capacidad de carga para las plántulas del resto de las especies del mismo tipo funcional, si no existiera la especie i , ha sido ya cubierta.

La forma en que ambos parámetros dependen del espacio disponible es diferente para las especies cobertoras y para las especies colonizadoras y estabilizadoras.

Para las especies cobertoras se tiene:

Cuando $A_T < K_{aT}$

$$\theta_p(t) = \frac{P_i(t)}{K_{p_{iT}} \left[1 - \frac{A_T}{K_{aT}} e^{\left(1 - \frac{A_T}{K_{aT}}\right)} \right]} \quad (26)$$

$$\Omega_p(t) = \frac{P_r(t)}{K_{prT} \left[1 - \frac{A_T}{K_{aT}} e^{\left(1 - \frac{A_T}{K_{aT}}\right)} \right]} \quad (27)$$

y cuando $A_T = K_{aT}$

$$\theta_p(t) = \Omega_p(t) = 1 \quad (28)$$

Mientras que para las especies colonizadoras y estabilizadoras, para $A_T > 0$

$$\theta_{p_{c,e}}(t) = \frac{P_i(t)}{K_{p_{iT}} * \frac{A_T}{K_{aT}} * e^{\left(1 - \frac{A_T}{K_{aT}}\right)}} \quad (29)$$

$$\Omega_{p_{c,e}}(t) = \frac{P_r(t)}{K_{pr_{c,e}} * \frac{A_T}{K_{aT}} * e^{\left(1 - \frac{A_T}{K_{aT}}\right)}} \quad (30)$$

Y para $A_T = 0$

$$\theta_{p_{c,e}}(t) = \Omega_{p_{c,e}}(t) = 1 \quad (31)$$

$K_{p_{iT}}$ es la capacidad de carga teórica para las plántulas de la especie, entendida como el número de plántulas que podría soportar el sitio si solo hubieran plántulas de la especie i .

A_T es el número total de adultos de todas las especies presentes.

K_{aT} es la capacidad de carga del sitio para los adultos de todas las especies.

P_r es el número de plántulas del resto de las especies cobertoras.

K_{prT} es la capacidad de carga media teórica del sistema para el resto de las especies, excepto la especie i .

La ecuación (23), para los juveniles de las cobertoras toma la forma:

$$J_i(t+1) = J_i(t) + \gamma_{j_i} \left(1 - \theta_j(t)\right) \left(1 - \Omega_j(t)\right) P_i(t) - d_{j_i} \left(1 + \theta_j(t) + \Omega_j(t)\right) J_i(t) - g_{a_{icb}} J_i(t) \quad (32)$$

Y para las colonizadoras o estabilizadoras:

$$J_i(t+1) = J_i(t) + \gamma_{j_i} \left(1 - \theta_{j_{c,e}}(t)\right) \left(1 - \Omega_{j_{c,e}}(t)\right) P_i(t) - d_{j_i} \left(1 + \theta_{j_{c,e}}(t - \tau) + \Omega_{j_{c,e}}(t - \tau)\right) J_i(t) - g_{a_{ic,e}} J_i(t) \quad (33)$$

γ_{j_i} : Tasa de incremento de juveniles de la especie i .

d_{j_i} : Mortalidad de los juveniles de la especie i .

$g_{a_{icb}} \left(g_{a_{ic,e}}\right)$: Ganancia de adultos de cobertoras (colonizadoras o estabilizadoras) a partir de los juveniles.

Los términos $\theta_j(t)$ y $\theta_{j_{c,e}}(t)$ representan la proporción entre los juveniles de cobertoras, o de colonizadoras y estabilizadoras, ya establecidos en el año t y los que el espacio disponible para la especie puede asimilar, según el tipo funcional.

Los términos $\Omega_j(t)$ y $\Omega_{j_{c,e}}(t)$ representan la proporción entre los juveniles del resto de las especies cobertoras, o colonizadoras y estabilizadoras, ya establecidos en el año t y los que el espacio disponible para esas especies, en ausencia de la especie i , puede asimilar.

El término $\theta_{j_{c,e}}(t - \tau)$ expresa la proporción entre el número de juveniles de la especie colonizadora o estabilizadora i establecidos en el año t respecto del número de juveniles que podría asimilar un espacio equivalente al que se encontraba cubierto por los adultos totales (A_T) en el año $t - \tau$, es decir, $A_T(t - \tau)$, donde τ es el tiempo medio que demora un juvenil de la especie i en alcanzar el estado adulto.

De manera similar, $\Omega_{j_{c,e}}(t - \tau)$, expresa la proporción entre el número de juveniles del resto de las especies colonizadoras o estabilizadoras establecidos en el año t respecto de la capacidad de carga media teórica del espacio que se encontraba cubierto por los adultos totales (A_T) en el año $t - \tau$, en ausencia de la especie i .

En el caso de cobertoras, para $A_T < K_{a_T}$

$$\theta_j(t) = \frac{J_i(t)}{K_{jiT} \left[1 - \frac{A_T}{K_{aT}} e^{\left(1 - \frac{A_T}{K_{aT}}\right)} \right]} \quad (34)$$

$$\Omega_j(t) = \frac{J_r(t)}{K_{jrT} \left[1 - \frac{A_T}{K_{aT}} e^{\left(1 - \frac{A_T}{K_{aT}}\right)} \right]} \quad (35)$$

Y para $A_T = K_{aT}$

$$\theta_j(t) = \Omega_j(t) = 1 \quad (36)$$

K_{jiT} es la capacidad de carga teórica para los juveniles de la especie i si solo estuviera esta especie.

$J_r(t)$ es el número de juveniles del resto de las especies cobertoras ya establecidos en el año t .

K_{jrT} es la capacidad de carga media teórica del sistema para los juveniles del resto de las especies, excepto la especie i , en ausencia de esta.

En el caso de las colonizadoras o estabilizadoras:

Para $A_T > 0$

$$\theta_{j_{c,e}}(t) = \frac{J_i(t)}{K_{jiT} * \frac{A_T}{K_{aT}} * e^{\left(1 - \frac{A_T}{K_{aT}}\right)}} \quad (37)$$

$$\Omega_{j_{c,e}}(t) = \frac{J_r(t)}{K_{jr_{c,e}} \frac{A_T}{K_{aT}} e^{\left(1 - \frac{A_T}{K_{aT}}\right)}} \quad (38)$$

Y para $A_T = 0$

$$\theta_{j_{c,e}}(t) = \Omega_{j_{c,e}}(t) = 1 \quad (39)$$

Mientras que, para $A_T(t - \tau) > 0$

$$\theta_{j_{c,e}}(t - \tau) = \frac{J_i(t)}{K_{j_{iT}} * \frac{A_T(t - \tau)}{K_{a_T}} * e^{\left(1 - \frac{A_T(t - \tau)}{K_{a_T}}\right)}} \quad (40)$$

$$\Omega_{j_{c,e}}(t - \tau) = \frac{J_r(t)}{K_{j_{r_{c,e}}} * \frac{A_T(t - \tau)}{K_{a_T}} * e^{\left(1 - \frac{A_T(t - \tau)}{K_{a_T}}\right)}} \quad (41)$$

Y para $A_T(t - \tau) = 0$

$$\theta_{j_{c,e}}(t - \tau) = \Omega_{j_{c,e}}(t - \tau) = 1 \quad (42)$$

La ecuación (24) para los adultos de las especies cobertoras, y para algunas colonizadoras como *Gymnanthes lucida*, *Heterosavia bahamensis* y otras que necesitan espacios abiertos para llegar a la adultez, toma la forma:

$$A_i(t + 1) = A_i(t) + \gamma_{a_i}(1 - \theta_a(t))(1 - \Omega_a(t))J_i(t) - d_{a_i}[1 + \theta_a(t) + \Omega_a(t)]A_i(t) \quad (43)$$

γ_{a_i} es la ganancia de adultos de la especie i .

d_{a_i} es la mortalidad de los adultos de la especie i .

$\theta_a(t)$ expresa la proporción entre el número de adultos de la especie cobertora (y colonizadoras o estabilizadoras cuyos adultos demandan luz) establecidos en el año t , respecto del número de adultos que podría asimilar el espacio disponible para esa especie. El término $\Omega_a(t)$ representa la proporción entre el número de adultos del resto de las especies cobertoras establecidos en el año t respecto del número de adultos que podría asimilar el espacio disponible para esas especies en ausencia de la especie i .

Para $A_T < K_{a_T}$

$$\theta_a(t) = \theta_{a_{c,e1}}(t) = \frac{A_i}{K_{a_{iT}} \left[1 - \frac{A_T}{K_{a_T}} e^{\left(1 - \frac{A_T}{K_{a_T}}\right)} \right]} \quad (44)$$

$$\Omega_a(t) = \Omega_{a_{c,e1}}(t) = \frac{A_{rcb}(t)}{K_{arcb} \left[1 - \frac{A_T}{K_{aT}} e^{\left(1 - \frac{A_T}{K_{aT}}\right)} \right]} \quad (45)$$

Y para $A_T = K_{aT}$

$$\theta_a(t) = \Omega_a(t) = \theta_{a_{c,e1}}(t) = \Omega_{a_{c,e1}}(t) = 1 \quad (46)$$

$K_{a_{iT}}$ es la capacidad de carga teórica del sistema para los adultos de la especie i .

$A_{rcb}(t)$ es el número de adultos del resto de las especies cobertoras ya establecidas en el año t .

K_{arcb} es la media de la capacidad de carga teórica del sistema para adultos del resto de las especies cobertoras, en ausencia de la especie i .

Otras colonizadoras y algunas estabilizadoras pueden alcanzar la adultez debajo de individuos adultos de otras especies de cualquiera de los tipos funcionales que dominen la cobertura del dosel arbóreo, o bien sus juveniles se pueden convertir en adultos al quedar descubiertos. Estas especies, una vez que se establecen los juveniles, alcanzan el estado adulto independientemente de que luego se mantengan o no cubiertos. En este caso se encuentran *Adelia ricinella*, *Amyris elemifera*, *Erithalis fruticosa*, *Picrodendron baccatum* y otras. Estas se consideran como subtipo 2.

La ecuación (24) para estas especies toma la forma:

$$\begin{aligned} A_{i_{c,e2}}(t+1) = & A_{i_{c,e2}}(t) + \gamma_{a_i} \left(1 - \theta_{a_{c,e2}}(t-\tau) \right) \left(1 - \Omega_{a_{c,e2}}(t-\tau) \right) J_i(t) \\ & - d_{a_i} \left(1 + \theta_{a_{c,e2}}(t-\tau) + \Omega_{a_{c,e2}}(t-\tau) \right) A_{i_{c,e2}}(t) \end{aligned} \quad (47)$$

Donde, para $A_T(t-\tau) > 0$

$$\theta_{a_{c,e2}}(t-\tau) = \frac{A_i(t)}{K_{a_{ic,e2T}} * \frac{A_T(t-\tau)}{K_{aT}} * e^{\left(1 - \frac{A_T(t-\tau)}{K_{aT}}\right)}} \quad (48)$$

$$\Omega_{a_{c,e2}}(t - \tau) = \frac{A_r(t)}{K_{a_{rc,e2T}} * \frac{A_T(t - \tau)}{K_{aT}} * e^{\left(1 - \frac{A_T(t - \tau)}{K_{aT}}\right)}} \quad (49)$$

Y para $A_T(t - \tau) = 0$

$$\theta_{a_{c,e2}}(t - \tau) = \Omega_{a_{c,e2}}(t - \tau) = 1 \quad (50)$$

El término $\theta_{a_{c,e2}}(t - \tau)$ expresa la proporción entre el número de adultos de la especie colonizadora o estabilizadora i establecidos en el año t respecto del número de estos que podría asimilar un espacio equivalente al que se encontraba cubierto por los adultos totales (A_T) en el año $t - \tau$, es decir, $A_T(t - \tau)$, cuando se establecieron los juveniles que dan lugar a estos adultos. τ es el tiempo medio que demora un juvenil de la especie i en alcanzar el estado adulto, independientemente de que el lugar donde se estableció se mantenga o no cubierto.

En el Anexo 4 se muestran además los pasos realizados para la estimación de los parámetros ϕ_i , d_{pi} , γ_{ji} , d_{ji} , γ_{ai} y d_{ai} , a partir de los datos de campo.

3.5.2 Modelo funcional para el Bosque semidecidual micrófilo

El modelo que se muestra en el Anexo 2.1, corresponde a las ecuaciones de cambio para plántulas, juveniles y adultos de cobertoras (ecuaciones 25, 32 y 43 respectivamente). En este modelo se ha considerado la densodependencia no lineal de los individuos de la propia especie, en las tasas de incremento y mortalidad para cada estado regenerativo, pero no se considera la dependencia del resto de las especies del mismo tipo funcional. Se considera que los individuos necesitan espacios abiertos para establecerse lo que se realiza estableciendo la dependencia de la capacidad de carga como:

$$K_{p_{iT}} \left[1 - \frac{A_T}{K_{aT}} e^{\left(1 - \frac{A_T}{K_{aT}}\right)} \right]; K_{j_{iT}} \left[1 - \frac{A_T}{K_{aT}} e^{\left(1 - \frac{A_T}{K_{aT}}\right)} \right] \text{ y } K_{a_{iT}} \left[1 - \frac{A_T}{K_{aT}} e^{\left(1 - \frac{A_T}{K_{aT}}\right)} \right]$$

para plántulas, juveniles y adultos de la especie respectivamente.

Cuando se simula el cambio en el número de individuos, para cobertura inicial nula ($AT=0$, significa que la cobertura por adultos de todas las especies es nula), se observa que cada uno de sus estados regenerativos se incrementan (Figura 6) hasta estabilizarse en un valor determinado por las relaciones entre los incrementos por fertilidad o cambio de estado regenerativo y las muertes en cada estado.

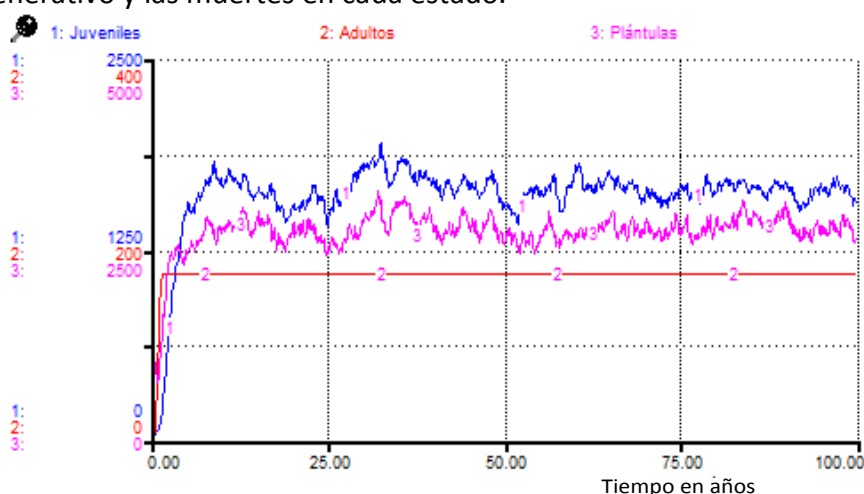


Figura 6. Cambios en el número de individuos de cobertoras al ocupar un sitio inicialmente descubierto.

Posteriormente se varía la cobertura inicial a aproximadamente el 50% de la capacidad de carga para adultos totales ($AT= 650$, se disminuye la disponibilidad de espacio abierto) y se mantienen constantes todos los parámetros en las ecuaciones, lo que genera el resultado que se muestra en la Figura 7, donde se observa que los individuos de todos los estados regenerativos se estabilizan en un valor por debajo de la mitad del alcanzado en el primer caso. Ambas simulaciones se han realizado para un periodo de 100 años.

El modelo que se muestra en el Anexo 2.2, corresponde a las mismas ecuaciones, pero se considera ahora la dependencia no lineal respecto a la densidad de individuos del resto de las especies del mismo tipo funcional (en este caso especies cobertoras). Se simula un escenario en el que se mantiene la cobertura inicial de los 650 adultos de otras especies

(como en el caso que se simula en la Figura 7) pero ahora, en el espacio disponible, se incluyen inicialmente 300 plántulas, 120 juveniles y 20 adultos de otras especies cobertoras. En estas condiciones se obtiene el resultado que se muestra en la Figura 8.

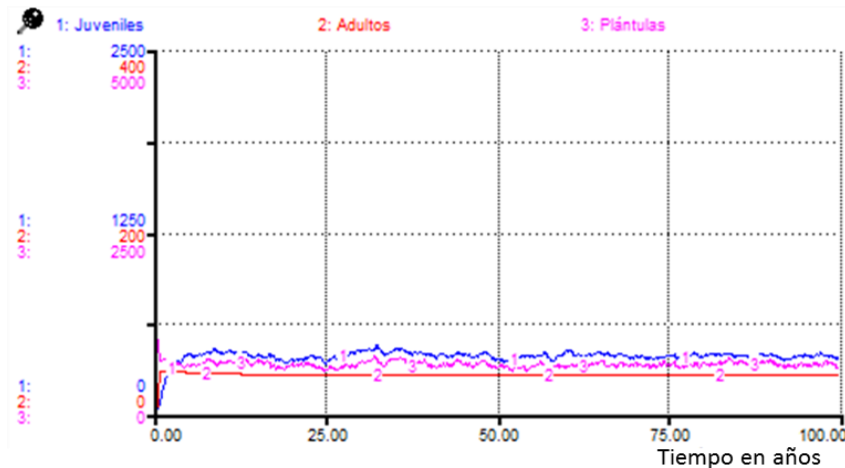


Figura 7. Cambios en el número de individuos de cobertoras al ocupar un sitio con cobertura arbórea preexistente (aproximadamente el 50% del total de adultos posibles), sin considerar la densodependencia con el resto de las cobertoras preexistentes.

En la Figura 8 se observa que los tres estados regenerativos se estabilizan en valores menores aún a los alcanzados cuando no se considera la densodependencia respecto al resto de los individuos de especies del mismo tipo. El resultado es lógico si se tiene en cuenta que ahora el espacio disponible tiene ya un nivel de ocupación por especies con requerimientos funcionales similares.

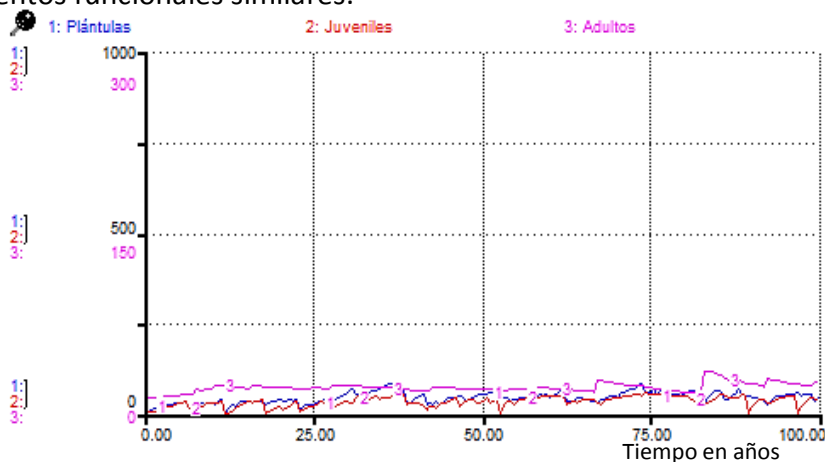


Figura 8. Cambios en el número de individuos de cobertoras al ocupar un sitio con cobertura arbórea preexistente, considerando la densodependencia con el resto de las cobertoras preexistentes.

Análisis similares se realizan para el resto de los tipos funcionales, en los que se considera en cada caso la forma de la dependencia respecto a los requerimientos de espacio y la dependencia no lineal respecto a la densidad de individuos de la propia especie y de otras especies del mismo tipo funcional. En esos análisis se obtienen resultados equivalentes, muestra de la sensibilidad del modelo a los factores incluidos en las ecuaciones de cambio obtenidas para los tipos funcionales.

El modelo del Anexo 2.3 corresponde a las perturbaciones que se identifican en la ecuación (7), cada uno de los módulos incluye un tipo de perturbación, diferentes momentos de inicios y diferentes tiempos de duración según el caso. En el modelo se consideran cuatro posibles niveles de perturbación de acuerdo con los rangos de valores definidos en la ecuación (7): 0, no perturbado (no existe ningún sitio de ese tipo en nuestro estudio); 1, poco perturbado; 2, medianamente perturbado y 3, muy perturbado.

En el gráfico del Anexo 2.4, se representa el resultado de la ocurrencia de numerosas perturbaciones de varios tipos que dan lugar a un valor alto de P_e en la ecuación (7), en diferentes intervalos de tiempo, que se refleja en la curva 5 (“Pert Tot” del gráfico). En consecuencia, la curva 1 (“Nivel Perturb” en el gráfico), alcanza el valor 3, correspondiente a muy perturbado, entre los años 5 y 115 de la simulación.

En el Anexo 2.5 se representa el resultado de la ocurrencia de actividades antrópicas que generan un nivel medio de perturbación entre los años 90 y 180 de la simulación.

En el módulo de perturbaciones del modelo (Anexo 2.3) se tienen en cuenta los posibles efectos que estas pudieran causar sobre las plántulas, los juveniles o los adultos según el tipo de perturbación. No obstante, estos aspectos deberán precisarse en estudios posteriores.

En el Anexo 2.6 se representa el módulo de interacciones del modelo. En este se relacionan los adultos de las especies verificadas como facilitadoras o competidoras excluyentes, con las variables de cambio de plántulas y juveniles de las especies meta según los valores calculados para el balance relativo de las interacciones.

En el Anexo 2.7 se representa un modelo resumido, del elaborado para el sistema, que considera los tres tipos funcionales identificados en el estudio, sus estados regenerativos, las interacciones entre ellos y las posibles perturbaciones.

En la Figura 9 se muestran los resultados, para totales de individuos de los tres tipos funcionales, de la simulación para un intervalo de 300 años bajo un régimen de perturbación que se denomina “*Escenario 1 de perturbación*”, que comienza con nivel de poco perturbado entre el año 100 y 120. En el año 120 se incrementa a medianamente perturbado y en año 160 a muy perturbado.

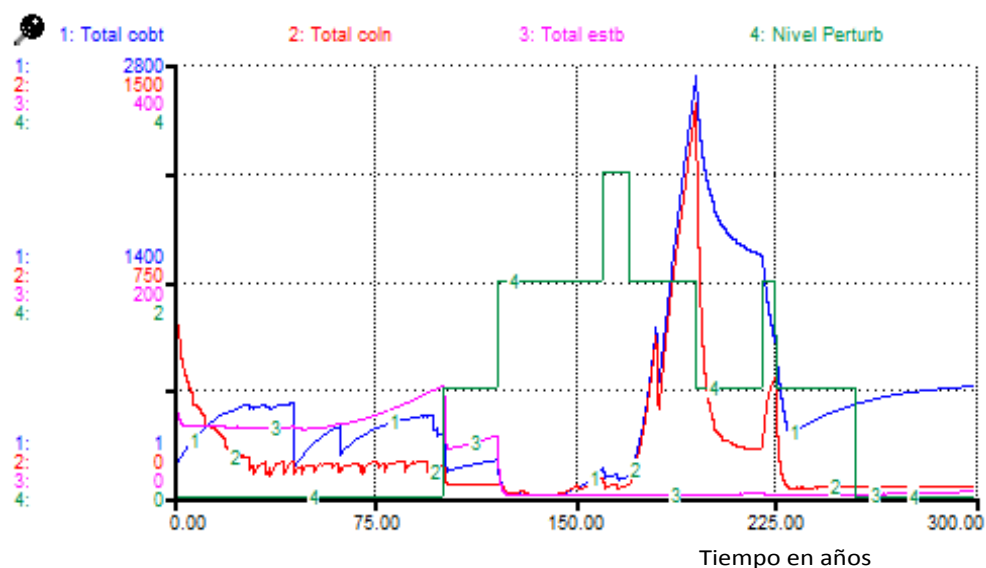


Figura 9. Cambios en el total de individuos por tipos funcionales bajo los efectos del escenario 1 de perturbaciones.

Bajo los efectos del *escenario 1*, se observa en la Figura 9 que los tres tipos funcionales se ven afectados, pero cobertoras y colonizadoras comienzan a recuperarse primero que estabilizadoras, aunque colonizadoras con un retardo respecto a las cobertoras, tal como

ocurre en la realidad. Después de 200 años manteniéndose un nivel de perturbación. Las colonizadoras, incluso, se afectan como las estabilizadoras y predominan solo las cobertoras.

Si se realiza el análisis para los adultos, cuyos resultados se muestran en la Figura 10, bajo el *escenario 1*, se observa que mientras los adultos de cobertoras mantienen un número elevado, los de colonizadoras casi se anulan, lo que sugiere que las colonizadoras mantienen la abundancia observada en la Figura 9, como plántulas o juveniles.

Los resultados anteriores se identifican con lo que se observa en los sitios muy perturbados de este estudio, ubicados en áreas correspondientes a la cobertura denominada como Bosque arbustoso con predominio de *Vachellia macracantha* por Reyes y Acosta (2005).

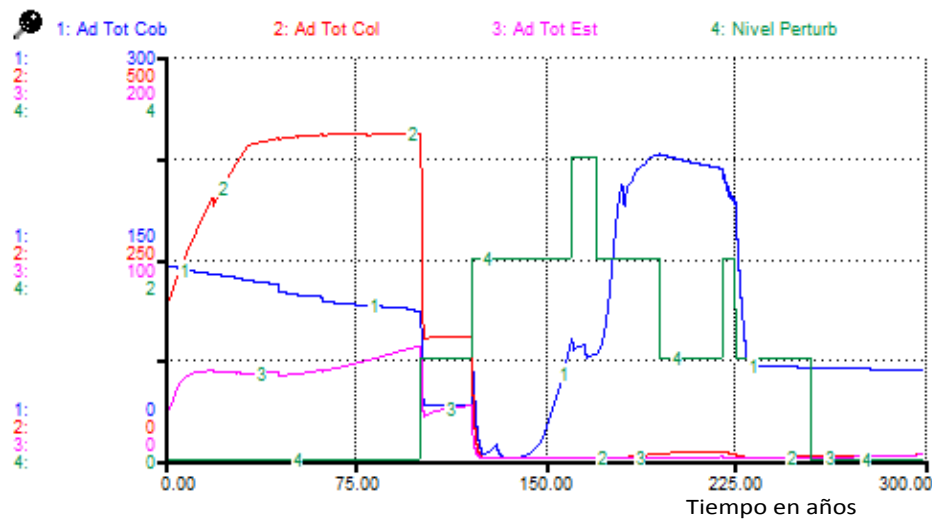


Figura 10. Cambios en el total de adultos por tipos funcionales bajo los efectos del escenario 1 de perturbaciones.

La Figura 11 muestra los cambios bajo un escenario de actividad antrópica que aquí se denomina "*Escenario 2 de perturbación*", con altas perturbaciones como el escenario 1, pero las actividades más concentradas hacia el inicio del régimen de perturbación, lo que eleva rápidamente el nivel a muy perturbado.

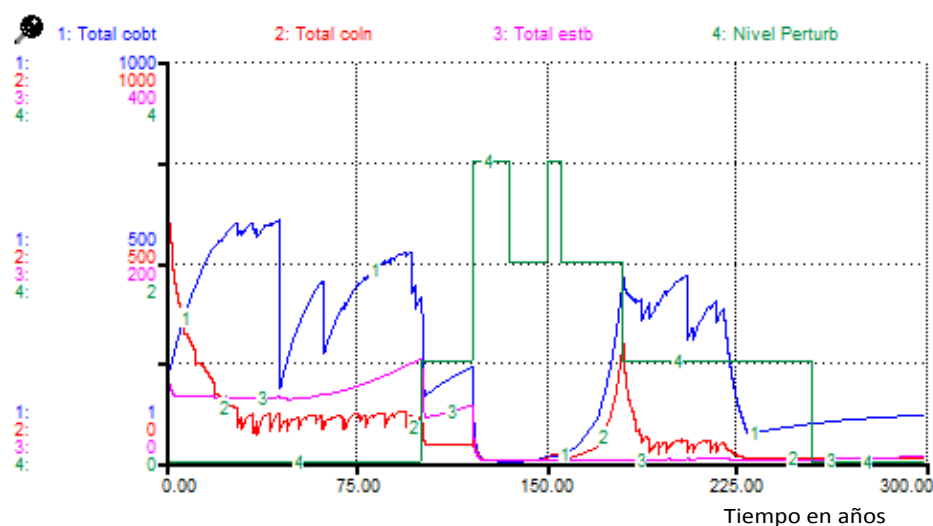


Figura 11. Cambios en el total de individuos para los tipos funcionales debidos al escenario 2 de perturbaciones.

En este caso se observa que el comportamiento para los individuos de los tres tipos funcionales es similar al caso anterior, con diferencias en los totales y en las proporciones.

En la Figura 12 se muestra el resultado, bajo el mismo *escenario 2*, para adultos de todos los tipos y se observa que aunque el número total de individuos es mayor para cobertoras en el periodo postperturbación, los adultos predominantes son de especies colonizadoras, contrario a lo que se observa en la Figura 10 para el *escenario 1*.

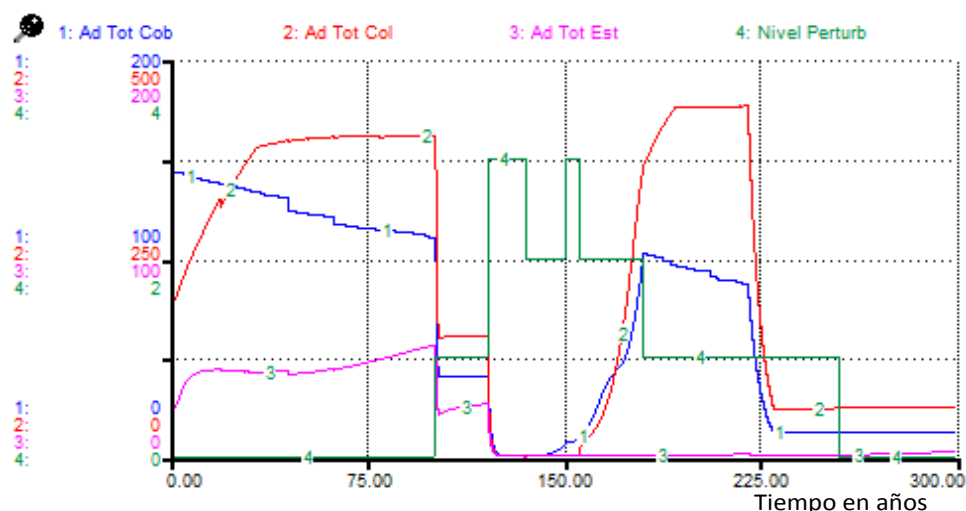


Figura 12. Cambios en el total de adultos para los tipos funcionales debidos al escenario 2 de perturbaciones.

La Figura 13 representa el comportamiento de los totales por tipos funcionales durante la ocurrencia del “*Escenario 3 de perturbaciones*”, con un nivel medio de perturbaciones desde el año 90 hasta el año 180, y la evolución del sistema cuando estas cesan.

En la figura 13 se ha mantenido la simulación hasta 400 años para mostrar cómo, luego de casi 300 años, los individuos de estabilizadoras comienzan a incrementar su abundancia. Este caso se corresponde con lo que se observa en el Bosque semidecíduo micrófilo de la reserva, al pasar de estados medianamente perturbados a poco perturbados.

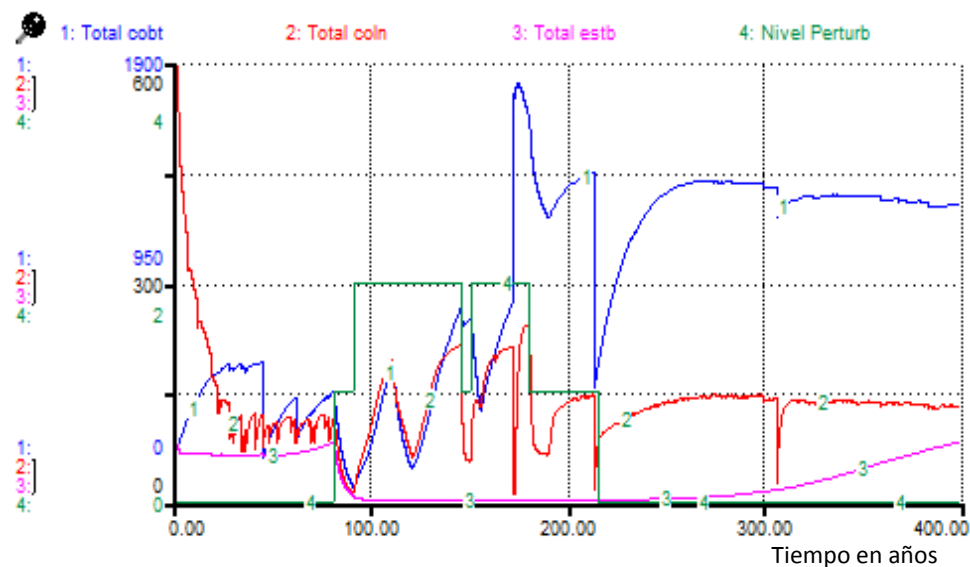


Figura 13. Total de individuos por tipo funcional en el escenario 3 de perturbación.

Lo analizado hasta ahora, demuestra la validez del modelo funcional elaborado, y refuerza el criterio de que no solo el tipo de perturbación, sino la manera en que estas actúan sobre la estructura regenerativa del sistema al momento de ocurrir, influye en la dinámica postperturbación. En otras palabras: la existencia de la composición funcional planteada en este estudio, de una determinada estructura regenerativa y de interacciones como las que en el modelo funcional se simulan, determinan que el sistema, a partir de regímenes de perturbación con diferencias ligeras (escenarios 1 y 2),

evolucione a estados diferentes. Se demuestra entonces, que tanto la existencia de diferencias funcionales la respuesta a las perturbaciones (existencia de tipos funcionales) como la estructura regenerativa de estos tipos y sus interacciones, condiciona la dinámica de la recuperación postperturbación en el sistema.

Si se tiene en cuenta que la integridad ecológica del sistema refleja su capacidad para mantener su composición funcional, su estructura y por tanto las interacciones entre sus elementos funcionales (Kay, 1994; De Leo y Levin, 1997; Galicia y Zarco, 2002), se puede afirmar, al comparar resultados de las simulaciones presentados en las Figuras 9 y 13, que en el primer caso (Figura 9), se coloca al sistema en condiciones en las que la recuperación de su integridad ecológica puede ser muy difícil, sin realizar acciones de manejo dirigidas a ese fin.

Algunos de los posibles comportamientos, resultantes de las simulaciones del modelo, pudieran no estar presentes en la reserva, lo que no significa necesariamente que el modelo no refleje las condiciones del estudio. Significa, como han expresado otros autores, que el modelo funcional supera cualquier modelo mental posible, que refleja posibles evoluciones del sistema que no son deducibles de manera simple (como algunas de las que si se ven en la práctica, particularmente en zonas muy perturbadas) y que constituye por tanto una manera de experimentar con el sistema (Peck, 2004; Voinov, 2008; Forrester, 2009). Lo anterior no se puede lograr sin que se desarrolle el proceso de elaboración del modelo por parte del propio investigador y en esto se coincide con Kettenring *et al.* (2006).

Estos resultados refuerzan la necesidad de considerar, para estudios de este tipo, los modelos matriciales ampliamente usados en la literatura (Pérez *et al.*, 2006; Chirakkal y

Gerber, 2010) pero una adecuada representación tanto de las interacciones entre tipos funcionales y entre estados regenerativos (Michalet *et al.*, 2006; Maestre *et al.* 2009; Soliveres *et al.*, 2011) como del carácter no lineal de estas interacciones, debe utilizar una herramienta adecuada, como la *dinámica de sistemas*, que se ha empleado en este caso (Acosta *et al.*, 2002; Wolstenholme, 2005). El estudio demuestra lo planteado por Forrester (2009) respecto a la necesidad de involucrarse en el proceso de elaboración del modelo, simular sus respuestas a cambios estructurales y en el ambiente para comparar su correspondencia con el sistema real que representa.

3.6 Tratamientos recomendados para el Bosque semideciduo micrófilo

Las actividades dirigidas a la recuperación de la integridad del Bosque semideciduo micrófilo en la Reserva Ecológica Siboney Juticé, deben tener en cuenta la existencia de tipos funcionales de respuesta a las perturbaciones en la vegetación y orientarse a la obtención de valores de diversidad funcional próximos a los de los sitios poco perturbados.

En las áreas descubiertas de vegetación que existen en la reserva, particularmente en sitios muy perturbados, se debe realizar la introducción de especies cobertoras, con el mantenimiento adecuado de la diversidad y favorecer aquellas especies identificadas como dinamogénicas. Entre estas especies destacan *Vachellia macracantha*, *Senna atomaria*, *Tecoma stans*, *Exostema caribaeum* y *Colubrina elliptica*.

En los sitios identificados como muy perturbados, donde dominan solo pocas especies cobertoras, se deben introducir especies colonizadoras para propiciar el incremento de la diversidad de tipos funcionales. Como en el caso anterior, debe mantenerse una adecuada diversidad y favorecer las especies dinamogénicas, fundamentalmente:

Randia aculeata, *Erythroxylum havanense*, *Bourreria virgata*, *Adelia ricinella*. Luego de que esas especies hayan establecido plántulas y juveniles, se recomienda la introducción de las especies estabilizadoras, fundamentalmente las dinamogenéticas *Guettarda elliptica*, *Erithalis fruticosa*, *Eugenia cowelli* y *Eugenia iteophylla*.

Cualquier estrategia para la restauración del Bosque semideciduo micrófilo en la Reserva Ecológica Siboney Juticí, debe prestar especial atención a la recuperación de la actual pobreza en la estructura regenerativa en las especies que condicionan la dinámica postperturbación, fundamentalmente en los sitios medianamente y muy perturbados.

Estos sitios, deben ser protegidos de las actividades de corta de forraje ilegal que pueden impedir la conversión de plántulas, en juveniles y adultos.

En los sitios identificados como medianamente perturbados es necesario eliminar el pastoreo ilegal de ganado ovino, por el impacto negativo que puede estar realizando sobre la regeneración del bosque, evidenciado en la pobre calidad regenerativa encontrada en este estudio.

En estos sectores se debe favorecer la cobertura de los claros, allí donde se ha evidenciado la fabricación de carbón, fundamentalmente con: especies cobertoras de rápido avance al estado adulto (*Vachellia macracantha* y *Senna atomaria*); especies de rápido incremento en el número de individuos como la propia *Vachellia macracantha* y *Croton lucidus*; las anteriores combinadas con especies cobertoras dinamogenéticas que parecen demandar claros de menores dimensiones como *Colubrina elliptica* y *Bursera simaruba*.

En los procesos de restauración ecológica en el Bosque semideciduo micrófilo de la reserva se debe prestar atención a los procesos de facilitación y competencia

identificados en el estudio. Se debe propiciar la utilización de las especies identificadas como facilitadoras y cuando se realiza la plantación de las encontradas como facilitadas atender su ubicación espacial debajo de la cobertura de las facilitadoras, para favorecer el éxito de la recuperación.

Teniendo en cuenta los posibles cambios en el sentido de las interacciones al variar el estado regenerativo en algunas especies, se debe podar la copa de especies cobertoras como *Vachellia macracantha* y *Senna atomaria*, cuando bajo estas se hayan establecido juveniles de especies colonizadoras demandantes de luz en el estado adulto como *Randia aculeata*, *Gymnanthes lucida*, *Heterosavia bahamensis*, *Coccoloba diversifolia*, y *Erythroxylum havanense*.

CONCLUSIONES

1. El Bosque semideciduo micrófilo de la Reserva Ecológica Siboney Juticí posee tres tipos funcionales de plantas: cobertoras, colonizadoras y estabilizadoras, cuya composición, estructura regenerativa e interacciones condicionan la dinámica postperturbación.
2. El índice de diversidad funcional muestra que los estados poco perturbados y medianamente perturbados tienen mayor diversidad funcional que los muy perturbados y por lo tanto poseen mayor resiliencia frente a las posibles perturbaciones.
3. El 76,9% de las especies que condicionan la dinámica postperturbación presentan una regeneración muy pobre, pobre o no muestran regeneración, particularmente en los sitios muy y medianamente perturbados.
4. El indicador de interacciones evidencia que en el bosque existen interacciones tanto de facilitación como de competencia que varían según los rasgos funcionales y el estado regenerativo de las especies.
5. La simulación del modelo en dinámica de sistemas evidencia cambios en la composición funcional y estructura regenerativa del sistema cuando varían los tipos y frecuencias de las perturbaciones, que no son deducibles a partir del análisis simple de los datos de campo.

RECOMENDACIONES

1. Continuar el monitoreo del bosque, para contar con datos nuevos sobre efecto de otras perturbaciones estocásticas como huracanes, incendios de grandes proporciones y eventos extremos que pueden causar cambios drásticos al sistemas.
2. Actualizar el Plan de Manejo de la Reserva Ecológica Siboney Juticí, particularmente el programa de restauración ecológica, a partir de las recomendaciones para recuperar la integridad del Bosque semideciduo micrófilo.
3. Generalizar el índice de diversidad funcional y el indicador de interacción en la evaluación de otras formaciones vegetales.
4. Generalizar el modelo para su uso en la gestión de los ecótopos de Bosque semideciduo localizados en el borde costero de la Reserva de la Biosfera Baconao.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Acevedo – Rodríguez, P. y Strong, M. T. 2012. Catalogue of Seed Plants of the West Indies. Smithsonian Institution Scholarly Press. Washington D.C. 1221 pp.
2. Acosta, F.J.; Fernández, C.; López, F. y Barandica, J.M. 2002. Utilidad de la dinámica de sistemas en la construcción de modelos de gestión para especies amenazadas. En: Biología de la Conservación de Plantas Amenazadas, Bañares, A. Ed. Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid. 250 pp.
3. Aguirre, M. Z. H. 2013. Estructura del bosque seco de la provincia de Loja y sus productos forestales no maderables: Caso de estudio Macará. Tesis en opción al grado científico de doctor en ciencias forestales. Centro de Estudios Forestales, Universidad de Pinar del Río. Cuba.
4. Álvarez, L. 2015. Ordenación Forestal para la Reserva Ecológica Siboney Juticí. Archivo del Centro Oriental de Ecosistemas y Biodiversidad (BIOECO). 28 pp.
5. Armas, C. y Pugnaire, F. I. 2005. Plant interactions govern population dynamics in a semi-arid plant community. *Journal of Ecology*, 93: 978–989.
6. Armas, C.; Ordiales, R. y Pugnaire, F. 2004. Measuring plant interactions: a new comparative index. *Ecology*, 85(10): 2682–2686.
7. Arroyo, M.T.K.; Cavieres, L.A.; Peñaloza, A. y Arroyo-Kalin, M. A. 2003. Positive associations between the cushion plant *Azorella monantha* (Apiaceae) and alpine plant species in the Chilean Patagonian Andes. *Plant Ecology*, 169: 121–129.
8. Bauch, C. T. y Anand, M. 2004. The Role of Mathematical Models in Ecological Restoration and Management. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences*, 30: 117-122.

9. Baumeister, D. y Callaway, R. M. 2002. Facilitation by *Pinus flexilis* during succession: A hierarchy of mechanisms benefits other plant species. *Ecology*, 87 (7): 1816–1830.
10. Bhuyan, P.; Khan, M.L. y Tripathi, R.S. 2003. Tree diversity and population structure in undisturbed and human-impacted stands of tropical wet evergreen forest in Arunachal Pradesh, Eastern Himalayas, India. *Biodiversity and Conservation*, 12: 1753–1773.
11. Bisse, J. 1988. *Arboles de Cuba*. Editorial Científico Técnica. 384 pp.
12. Bonanomi, G.; Incerti, G y Mazzoleni, S. 2011. Assessing occurrence, specificity, and mechanisms of plant facilitation in terrestrial ecosystems. *Plant Ecology*, 212: 1777–1790.
13. Bonet, A. 2004. Secondary succession of semi-arid Mediterranean old-fields in south-eastern Spain: insights for conservation and restoration of degraded lands. *Journal of Arid Environments*, 56: 213–233.
14. Borhidi, A. 1996. *Phytogeography and Vegetation Ecology of Cuba*. Akademiai Kiado, Budapest. 875 pp.
15. Boyce, M. S.; Haridas, CH. V. y Lee CH. T. y the NCEAS Stochastic Demography Working Group. 2006. Demography in an increasingly variable world. *TRENDS in Ecology and Evolution*, 21 (3): 141-148.
16. Brooker, R. W.; y Callaway R M. 2009. Facilitation in the conceptual melting pot. *Journal of Ecology*, 97: 1117–1120.
17. Brooker, R.; Kikvidze, Z.; Pugnaire, F. I.; Callaway, R. M.; Choler, P.; Lortie, Ch J. y Michalet, R. . 2005. The importance of importance. *OIKOS*, 109: 63 -70.

18. Bruno, J. F.; Stachowicz, J. J. y Bertness, M. D. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *TRENDS in Ecology and Evolution*, 18 (3): 119-125.
19. Bürgi M.; Hersperger, A. M.; y Schneeberger, N. 2004. Driving forces of landscape change – current and new directions. *Landscape Ecology*, 19: 857–868.
20. Butterfield, B. J.; Betancourt, J. L.; Turner, R. M. y Briggs, J. M. 2010. Facilitation drives 65 years of vegetation change in the Sonoran Desert. *Ecology*, 91 (4): 1132–1139.
21. Callaway, R. M. 1995. Positive Interactions among plants. *The Botanical Review*, 6(4): 306–349.
22. Callaway, R. M. y Walker, L. R. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78 (7): 1958-1965.
23. Callaway, R. M.; Brooker, R. W.; Choler, P.; Kikvidze, Z.; Lortiek, C. J.; Michalet, R.; Paolini, L.; Pugnaire, F. I.; Newingham, B.; Aschehoug, E. T; Armas, C.; Kikodze D. y Cook, B. J. 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *NATURE*, 417: 844-848.
24. Casanovas, J.; Aranzabal I. y Canchado J. 2004. Modelado de restauración forestal en sistemas de Dehesa sometidos a herbivoría. *Revista de Dinámica de Sistemas*, 5(1): 88 – 103.
25. Casanoves, F.; Di Rienzo, J. A. y Pla, L. 2008. User Manual FDiversity: Statistical software for the analysis of functional diversity. First Edition, Argentina Link: www.fdiversity.nucleodiversus.org.
26. Casanoves, F.; Pla L.; Di Rienzo, J. A. y Díaz, S. 2011. FDiversity: a software package for the integrated analysis of functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 2: 233–237.

27. Castillo, J. P.; Verdu, M. y Valiente-Banuet, A. 2010. Neighborhood phylodiversity affects plant performance. *Ecology*, 91 (12): 3656–3663.
28. Caswell, H. 2000. Prospective and retrospective perturbation analyses: their roles in conservation biology. *Ecology*, 81 (3): 619 –627.
29. CENPALAB (Centro Nacional de Producción de Animales de Laboratorio). Grupo de Investigaciones Especiales. 2000. Software Flora de Cuba, versión 1.2 para Window 2000. La Habana. Cuba.
30. Cornwell, W. K. y Ackerly, A. 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, 79 (1): 109–126.
31. Cusack, D. y Montagnini, F. 2004. The role of native species plantations in recovery of understory woody diversity in degraded pasturelands of Costa Rica. *Forest Ecology and Management*, 188: 1–15.
32. Chirakkal, H. y Gerber A. 2010. Short- and long-term population response to changes in vital rates: implications for population viability analysis. *Ecological Applications*, 20 (3): 783–788.
33. Chris, T. B y Anand, M. 2004. The Role of Mathematical Models in Ecological Restoration and Management. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences*, 30: 117-122.
34. Dahlgren, J. P. y Ehrlén J. 2009. Linking environmental variation to population dynamics of a forest herb. *Journal of Ecology*, 97: 666– 674.
35. Damgaard, Ch. 2005. Evolutionary ecology of plant-plant interactions. An empirical modelling approach. Aarhus University Press. 151 pp.

36. De Leo, G. A. y Levin, S. 1997. The Multifaceted Aspects of Ecosystem Integrity. Conservation Ecology. Available from the Internet. URL: <http://www.consecol.org/vol1/iss1/art3/>
37. Delgado, F. 2012. Clasificación funcional del bosque semideciduo de la Reserva de la Biosfera Península de Guanahacabibes. Cuba. Tesis en opción al grado científico de Doctor en Ciencias. Centro de Investigaciones y Servicios Ambientales ECOVIDA, Pinar del Río, Cuba.
38. Díaz, S. y Cabido, M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *TRENDS in Ecology and Evolution*, 16 (11): 646-655.
39. Díaz, S.; Quétier, F.; Cáceres, D. M.; Trainor, S. F.; Pérez-Harguindeguy, N.; Bret-Harte, M. S.; Finegan, B.; Peña-Claros, M. y Poorter L. 2011. Linking functional diversity and social actor strategies in a framework for interdisciplinary analysis of nature's benefits to society. *PNAS*, 108 (3): 895–900.
40. Drezner T.D. 2006. Plant facilitation in extreme environments: The non-random distribution of saguaro cacti (*Carnegiea gigantea*) under their nurse associates and the relationship to nurse architecture. *Journal of Arid Environments*, 65: 46–61.
41. Feinsinger, P. 2003. El diseño de estudios de Campo para la conservación de la Biodiversidad. Editorial FAN. Santa Cruz de la Sierra. Bolivia. 242 pp.
42. Figueredo, L. M.; R. Ramírez, N. y Acosta, F. 2011. Estudios sucesionales en un sitio antropizado en ecótopo de bosque semideciduo micrófilo en Juticí, Santiago de Cuba. *Foresta Veracruzana*, 13 (1):15-22.
43. Forrester, J. W. 2009. Learning through System Dynamics as Preparation for the 21st Century. Sloan School of Management Massachusetts Institute of Technology. 24 pp.

44. Fox, G. y Kendall, B. 2002. Demographic stochasticity and the variance reduction effect. *Ecology*, 83 (7): 1928–1934.
45. Freulich, L. E. 2002. *Forest Dynamics and Disturbance Regimes*. Cambridge University press. 278 pp.
46. Fyllas N. M.; Quesada, C. A. y Lloyd, J. 2012. Deriving Plant Functional Types for Amazonian forests for use in vegetation dynamics models. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14: 97-110.
47. Galicia, L. y Zarco, A. 2002. El concepto de escala y la teoría de las jerarquías en ecología. *Ciencias*, 37: 34 -40.
48. Garibaldi, C. 2008. Efectos de la extracción y uso tradicional de la tierra sobre la estructura y dinámica de bosques fragmentados en la Península de Azuero, Panamá. Tesis en opción al grado científico de doctor en ciencias forestales. Centro de Estudios Forestales, Universidad de Pinar del Río. Cuba.
49. Gillison, A. N.; Bignell, D. E.; Kenneth, R. W.; Brewer, E. C. M.; Fernández, D. T.; Sheil, J. D.; May, P. H.; Watt, A. D.; Constantino, R.; Couto, E. G.; Hairiah, K.; Jepson P.; Agus P.; Maryanto, I.; Neto, G.; Noordwijk, M.; Silveira, E. A.; Susilo, F. X.; Vosti, S. A. y Nunes P. C. 2013. Plant functional types and traits as biodiversity indicators for tropical forests: two biogeographically separated case studies including birds, mammals and termites. *Biodiversity and Conservation*, DOI 10.1007/s10531-013-0517-1.
50. Gómez – Aparicio, L. 2004. Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications*, 14(4): 1128–1138.

51. Gómez-Aparicio, L.; Valladares F; Zamora, R. y Quero, J. L. 2005. ECOGRAPHY, 28: 757-768.
52. Gondard, H.; Jauffret, S.; Aronson, J. y Lavorel, S. 2003. Plant functional types: a promising tool for management and restoration of degraded lands. *Applied Vegetation Science*, 6: 223-234.
53. González, A.; Abad, M.; Salmerón, A.; Álvarez, L. O. y Silot, M. 2013. Plan de Manejo de la Reserva Ecológica Siboney Juticí. BIOECO. Inédito. 250 pp.
54. Granizo, T.; Molina, M. E.; Secaira, E.; Herrera, B.; Benítez, S.; Maldonado, O.; Libby, M.; Arroyo, P., Isola, S, y Castro, M. 2006. Manual de Planificación para la Conservación de Áreas, PCA. Quito: TNC y USAID. 206 pp.
55. Gross, N.; Borger, L.; Soriano S. I.; Bagousse Y. L.; Quero J. L.; García M.; Valencia E. y Maestre F. T. 2013. Uncovering multiscale effects of aridity and biotic interactions on the functional structure of Mediterranean shrublands. *Journal of Ecology*, 101: 637-649.
56. Herrero, J.; Linares, E.; Palenzuela, L. y Diago, I. 2004. Tendencias y perspectivas del sector Forestal hasta el año 2020. MINAGRI. 14 pp.
57. Hongguang, Z.; Qin, P. y Wang, H. 2004. Functional group classification and target species. *Biodiversity and Conservation*, 13: 1335–1353.
58. Howorth, R. T. y Pendry, C. A. 2006. Post-cultivation secondary succession in a Venezuelan lower montane rain forest. *Biodiversity and Conservation*, 15: 693–715.
59. Jiménez, J. A. 2012. Contribución a la ecología del bosque semideciduo mesófilo en el sector oeste de la Reserva de la Biosfera “Sierra del Rosario”, orientada a su conservación. Tesis en opción al grado científico de Doctor en Ciencias Forestales. Centro de Estudios Forestales, Universidad de Pinar del Río. Cuba.

60. Kay, J. J. 1994. Some notes on: The Ecosystem Approach, Ecosystems as Complex Systems and State of the Environment Reporting. Prepared for North American Commission for Environmental Cooperation, State of the North American Ecosystem meeting, Montreal, Canada. 42 pp.
61. Kefi, S.; Rietkerk, M.; Alados, C. L.; Pueyo, Y.; Papanastasis, V. P.; Aich, A. E. y De Ruiter, P. C. 2007. Spatial vegetation patterns and imminent desertification in Mediterranean arid ecosystems. *NATURE*, 449(13): DOI:10.1038/nature06111
62. Kettenring, K. M.; Martínez B. T.; Starfield, A. M. y Getz W. M. 2006. Good Practices for Sharing Ecological Models. *BioScience*, 56 (1): 59-64.
63. Kolehmainen, J. y Mutikainen P. 2007. Population stage structure, survival and recruitment in the endangered East African forest herb *Saintpaulia*. *Plant Ecology*, 192: 85-95.
64. Kooyman, R. y Rossetto, M. 2008. Definition of plant functional groups for informing implementation scenarios in resource-limited multi-species recovery planning. *Biodiversity Conservation*, 17: 2917-2937.
65. Kumar, A. y Ram, J. 2005. Anthropogenic disturbances and plant biodiversity in forests of Uttaranchal, central Himalaya. *Biodiversity and Conservation*, 14: 309–331.
66. Laska, M. J. y Wootton, T. 1998. Theoretical concepts and empirical approaches to measuring interaction strength. *Ecology*, 79(2): 461–476.
67. Lavorel, S. 1999. Ecological diversity and resilience of Mediterranean vegetation to disturbance. *Diversity and Distributions*, 5: 3-13.

68. Lavorel, S.; McIntyre, S.; Landsberg, J. y Frbes, T. D. A. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *TREE*, 12(12): 474 - 478.
69. Leps, J.; de Bello, F.; Lavorel, S. y Berman, S. 2006. Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter. *Preslia*, 78: 481–501.
70. Lortie, Ch J.; Brooker, R. W.; Choler, P.; Kikvidze, Z.; Michalet, R.; Pugnaire, F. I. y Callaway, R. M. 2004. Rethinking plant community theory. *OIKOS*, 107(2): 433-438.
71. Maestre, F. T.; Bowker, M. A.; Escolar, C.; Puche, M. D.; Soliveres, S.; Maltez-Mouro, S.; García-Palacios, P.; Castillo-Monroy, A. P.; Martínez, I. y Escudero, A. 2010. Do biotic interactions modulate ecosystem functioning along stress gradients? Insights from semi-arid plant and biological soil crust communities. *Philosophical Transactions of Royal Society*, 365: 2057–2070.
72. Maestre, F. T.; Callaway, R. M.; Valladares, F. y Lortie, Ch. J. 2009. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology*, 97: 199–205.
73. Makana, J. R. y Thomas, S. C. 2006. Impacts of selective logging and agricultural clearing on forest structure, floristic composition and diversity, and timber tree regeneration in the Ituri Forest, Democratic Republic of Congo. *Biodiversity and Conservation*, 15: 1375–1397.
74. Margalef, R. 1977. *Ecología*. Ediciones Omega. Barcelona. 951 pp.
75. Martin, P. H.; Sherman, R. E. y Fahey, T. J. 2004. Forty Years of Tropical Forest Recovery from Agriculture: Structure and Floristics of Secondary and Old-growth Riparian Forests in the Dominican Republic. *BIOTROPICA*, 36(3): 297–317.

76. Mason, N.W.H.; MacGillivray, K.; Steel, J. B. y Wilson, J. B. 2003. An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science*, 14: 571-578.
77. Matos, M. J. 2006. Manual de Manejo de Flora Silvestre para especialistas y técnicos de Áreas Protegidas. Editorial Feijoo. Villa Clara. Cuba. 247 pp.
78. McCluney, K. E.; Belnap, J.; Collins, S. L.; González, A. L.; Hagen, E. M.; Holland, J. N.; Kotler, B. P.; Maestre, F. T.; Smith, S. D. y Wolf, B. O. 2012. Shifting species interactions in terrestrial dryland ecosystems under altered water availability and climate change. *Biological Reviews*, 87(3): 563 – 582, DOI: 10.1111/j.1469-185X.2011.00209.x.
79. Michalet, R.; Brooker, R W. y Cavieres, L A. 2006. Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecology Letters*, 9: 767–773.
80. Mishra, B. P.; Tripathi, O. P.; Tripathi R. S. y Pandey, H.N. 2004. Effects of anthropogenic disturbance on plant diversity and community structure of a sacred grove in Meghalaya, northeast India. *Biodiversity and Conservation*, 13: 421–436.
81. Monseru, R. A. 2001. The role of Models in answering questions of Forest Sustainability. Informe presentado en: Forest Modelling for Ecosystem Management, Forest certification, and Sustainable Management Conference. Vancouver, BC, Canadá. 12 pp.
82. Moreno, C. E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M&T–Manuales y Tesis SEA, vol. 1. Zaragoza, 84 pp.
83. Morris, W. y Doak, D. 2000. A practical handbook for population viability analysis. The Nature Conservancy, 79 pp.

84. Mouchet, M. A.; Vileger, S.; Mason, W. H. y Mouillot, D. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24: 867–876.
85. Navarro, L. M.; Slocum, T. y Zimmermam, M. J. 2006. Restauración de las especies nativas en los helechales de la Reserva Científica Ébano Verde. Fundación Progressio. 140 pp.
86. Nielsen, S.N. y Muller, F. 2009. Understanding the functional principles of nature—Proposing another type of ecosystem services. *Ecological Modelling*, 220: 1913–1925.
87. Olguín, L., Valverde T. y Vilchis E. 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, México. *Biological Conservation*, 103: 349–359.
88. Paine, C. E. T.; Baraloto, Ch.; Chave, J. y B. Hérault. 2010. Functional traits of individual trees reveal ecological constraints on community assembly in tropical rain forests. *Oikos*, DOI: 10.1111/j.1600-0706.2010.19110.x.
89. Pandey, S.K. y Shukla, R.P. 2003. Plant diversity in managed sal (*Shorea robusta* Gaertn.) forests of Gorakhpur, India: species composition, regeneration and conservation. *Biodiversity and Conservation*, 12: 2295–2319.
90. Peck S. L. 2004. Simulation as experiment: a philosophical reassessment for biological modeling. *TRENDS in Ecology and Evolution* 19 (10): 530-534.
91. Pérez M. A.; Vovides A. P.; Octavio P.; González J. De la Cruz; Hernández R., Villalobos S. 2006. Demography of the cycad *Ceratozamia mirandae* (Zamiaceae) under disturbed and undisturbed conditions in a biosphere reserve of Mexico. *Plant Ecology*, 187:97–108.

92. Petchey, O. L. y Gaston, K. J. 2009. Effects on ecosystem resilience of biodiversity, extinctions, and the structure of regional species. *Theoretical Ecology*, 2:177–187.
93. Philippe CH.; Michalet, R. y Callaway R. M. 2001. Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology*, 82(12): 3295–3308.
94. Poiani, K. y Richter, B. 2003. Paisajes funcionales y la conservación de la Biodiversidad. Documentos de trabajo para la ciencia de la conservación N.1 The Nature Conservancy, 28 pp.
95. Pugnaire, F. I. y Luque, M. T. 2001. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *OIKOS*, 93: 42–49.
96. Quétier, F.; Díaz S., y the DiverSus Collaborative Research Network. 2008. The effects of functional biodiversity on ecosystem processes, ecosystem services and sustainability: An interdisciplinary approach. *GLP NEWS*, 3: 28-31.
97. Quinn, G. P. y Keough, M. J. 2002. *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge University Press. 557 pp.
98. Reyes, A. E. y González, A. 2009. Dieta de *Cyclura nubila nubila* (Reptilia: Iguanidae) en la Reserva Ecológica Siboney Juticí, Santiago de Cuba. *Revista Mesoamericana para la Biología de la Conservación*, 13(3): 34-39.
99. Reyes, J. y Acosta, F. 2005. Vegetación Terrestre en Cuba: Siboney-Juticí. *Rapid Biological Inventories, Report 10*. The Field Museum, Chicago. 73 pp.
100. Rodríguez, J. 1999. *Ecología*. Ediciones Pirámide. Madrid. 411 pp.
101. Sagar, R. y Singh, J.S. 2005. Structure, diversity, and regeneration of tropical dry deciduous forest of northern India. *Biodiversity and Conservation*, 14: 935–959.

102. Sahu, P.K.; Sagar, R. y Singh, J.S. 2008. Tropical forest structure and diversity in relation to altitude and disturbance in a Biosphere Reserve in central India. *Applied Vegetation Science*, 11: 461–470.
103. Salabarría, D.; De la Torre, A.; Hernández, J. A.; Coya, L.; Fernández, M.; Vilamajó, D. y Montiel, R. 2009. IV Informa Nacional al convenio sobre la Diversidad Biológica. República de Cuba. La Habana. 179 pp.
104. Salmerón, A.; González, A. y Geada, G. 2016. Tipos funcionales de plantas según su respuesta a las perturbaciones en un bosque semideciduo micrófilo costero de Cuba Oriental. *Bosque*, 37(1): 131-141, DOI: 10.4067/S0717-92002016000100013.
105. Salmerón, A. y Álvarez, L. 2013. Plan de Manejo para el Área Protegida de Recursos Manejados “Reserva de la Biosfera Baconao”. Archivo del Centro Oriental de Ecosistemas y Biodiversidad (BIOECO). 178 pp.
106. Salmerón, A.; González, A.; Barbán, L. y Álvarez, L. O. 2015. Abundancia y diversidad de plantas leñosas en áreas de bosques semideciduos micrófilos, sometidos a diferentes niveles de perturbaciones antrópicas. *Foresta Veracruzana*, 17(2):11-20.
107. Schiffrers K. y Tielbörger, K. 2006. Ontogenetic shifts in interactions among annual plants. *Journal of Ecology*, 94: 336–341. DOI: 10.1111/j.1365-745.2006.01097.x
108. Shenk T.M. y Franklin, A. B. 2001. Modeling in natural resource management. Development, interpretation and application. Island Press. 223 pp.
109. Soliveres, S.; Eldridge, D. J.; Maestre, F. T.; Bowker, M A.; Tighed, M. y Escudero, A. 2011. Microhabitat amelioration and reduced competition among understorey plants as drivers of facilitation across environmental gradients: Towards a unifying framework. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 13: 247–258.

110. Tewksbury, J. J. y Lloyd, J. D. 2001. Positive interactions under nurse-plants: spatial scale, stress gradients and benefactor size. *Oecology*, 127: 425–434.
111. Tews J. 2004. Plant Population Viability Analysis in Conservation Biology: A Review. Report prepared for ELUTIS Modeling & Consulting Inc. 13 pp.
112. Thompson, I.; Mackey, B.; McNulty, S. y Mosseler, A. 2009. Forest Resilience, Biodiversity, and Climate Change. A synthesis of the biodiversity/resilience/stability relationship in forest ecosystems. Secretariat of the Convention on Biological Diversity, Montreal. Technical Series, 43: 67.
113. Tielbörger K. y Kadmon, R. 2000. Indirect effects in a desert plant community: is competition among annuals more intense under shrub canopies? *Plant Ecology*, 150: 53–63.
114. Uriarte, M.; Swenson, N. G.; Chazdon, R. L.; Comita, L S.; Kress, W. J.; Erickson, D.; Forero- Montan, J.; Zimmerman, J. K. y Thompson, J. 2010. Trait similarity, shared ancestry and the structure of neighbourhood interactions in a subtropical wet forest: implications for community assembly. *Ecology Letters*, 13: 1503–1514.
115. Valiente-Banuet, A. y Verdu, M. 2007. Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. *Ecology Letters*, 10: DOI: 10.1111/j.1461-0248.2007.01100.x
116. Valiente-Banuet, A. y Verdu, M. 2008. Temporal shifts from facilitation to competition occur between closely related taxa. *Journal of Ecology*, 96: 489–494
117. Valladares, F.; Tena, D.; Matesanz, S.; Bochet, E.; Balaguer, L.; Costa, M.; Tormo, J. y García, P. 2008. Functional traits and phylogeny: What is the main ecological process determining species assemblage in roadside plant communities? *Ecology*, 91(12): 3656–3663.

118. Venancio, S. y Ribeiro, R. 2002. Gap-phase regeneration in a semideciduous mesophytic forest, south-eastern Brazil. *Plant Ecology*, 163(1): 51–62.
119. Verheijen L.M.; Aerts, R.; V. Brovkin; Cavender-Bares, J.; Cornelissen, J.H.C.; Kattge, J.; Bodegom, J. 2015. Inclusion of ecologically based trait variation in plant functional types reduces the projected land carbon sink in an earth system model. DOI: 10.1111/gcb.12871.
120. Vides, R. 2003. Curso principios ecosistémicos para la toma de decisiones en Áreas Protegidas. ELAP. Costa Rica. 85 pp.
121. Voinov, A. 2008. Conceptual Diagrams and Flow Diagrams, en *Ecological Models*. Elsevier. 731-736.
122. Williams-Linera, G. 2002. Tree species richness complementarity, disturbance and fragmentation in a Mexican tropical montane cloud forest. *Biodiversity and Conservation*, 11: 1825–1843.
123. Williams-Linera, G. y Lorea, F. 2009. Tree species diversity driven by environmental and anthropogenic factors in tropical dry forest fragments of central Veracruz, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, DOI 10.1007/s10531-009-9641-3
124. Wolstenholme, E. 2005. The potential of system dynamics. A new era of strategic planning? The NHS Confederation. *Leading Edge* 10. 8 pp.
125. Zamora, R.; García-Fayos, P. y Gómez-Aparicio, L. 2004. en: Valladares, F. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. CAPÍTULO 13 Las interacciones planta-planta y planta animal en el contexto de la sucesión ecológica*. 371-393pp.

Anexo 1. Tablas del Capítulo 3

Anexo 1.1. Rasgos funcionales de las especies estudiadas

Especies	Ab Muy perturb	Ab Med perturb	Ab Poc perturb	Fruto	Semilla	Demanda de luz	Toler sombra
<i>Vachellia macracantha</i>	86,75	4,30	0,31	1	2	1	0
<i>Senna atomaria</i>	4,06	1,01	0,34	1	2	1	0
<i>Rauvolfia ligustrina</i>	0,51	0,00	0,00	3	3	0	1
<i>Randia aculeata.</i>	3,91	31,47	5,09	3	3	0	1
<i>Colubrina elliptica</i>	0,00	8,16	3,51	2	2	1	0
<i>Erythroxylum havanense</i>	2,10	5,93	0,58	3	3	0	1
<i>Bourreria virgata</i>	2,10	3,13	0,00	3	3	0	1
<i>Erithalis fruticosa</i>	0,00	2,71	1,65	3	3	0	0
<i>Exostema caribaeum</i>	0,00	2,54	2,39	1	1	0	0
<i>Adelia ricinella</i>	0,00	2,32	0,00	2	3	0	1
<i>Diospyros grisebachii</i>	0,00	2,18	2,01	4	3	0	1
<i>Eugenia monticola</i>	0,00	1,87	0,07	3	3	0	1
<i>Eugenia cowelli</i>	0,00	1,29	0,18	3	3	0	0
<i>Tecoma stans</i>	0,29	1,15	0,83	1	2	1	0
<i>Melochia tomentosa</i>	0,22	0,67	0,00	2	2	0	0
<i>Zanthoxylum pistaciifolium</i>	0,00	0,59	0,00	1	2	0	1
<i>Guettarda cueroensis</i>	0,00	0,59	0,00	3	3	0	0
<i>Zanthoxylum fagara</i>	0,00	0,45	0,00	1	2	0	0
<i>Plumeria obtusa</i>	0,00	0,42	0,20	1	1	0	0
<i>Crossopetalum rhacoma</i>	0,00	0,42	0,18	3	3	0	0
<i>Coulteria linnaei</i>	0,00	0,11	0,00	1	2	0	0
<i>Pseudocarpidium ilicifolium</i>	0,00	0,28	0,27	3	3	0	0
<i>Cordia gerascanthus</i>	0,00	0,08	0,00	3	3	0	0
<i>Gymnanthes lucida</i>	0,00	2,29	22,06	2	2	0	1
<i>Croton lucidus</i>	0,00	18,33	18,68	2	2	1	0
<i>Heterosavia bahamensis</i>	0,00	0,00	14,79	2	2	0	1
<i>Coccoloba diversifolia</i>	0,00	3,07	11,93	2	2	0	1
<i>Bursera simaruba</i>	0,00	2,74	5,41	2	3	1	0
<i>Guettarda elliptica</i>	0,00	0,31	3,66	3	3	0	0
<i>Amyris elemifera</i>	0,00	0,31	1,72	3	3	0	1
<i>Eugenia iteophylla</i>	0,00	0,22	1,25	3	3	0	0
<i>Sideroxylum salicifolium</i>	0,00	0,56	0,58	3	3	0	1
<i>Picrodendron baccatum</i>	0,00	0,00	0,58	4	3	0	0
<i>Pseudocarpidium avicennioides</i>	0,00	0,22	0,51	3	3	0	0
<i>Erythroxylum rotundifolium</i>	0,07	0,06	0,47	3	3	0	0
<i>Thouinia trifoliata</i>	0,00	0,06	0,22	2	1	0	0
<i>Banara minutiflora</i>	0,00	0,00	0,16	3	3	0	0
<i>Citharexylum spinosum</i> L.	0,00	0,00	0,16	3	3	0	0
<i>Tabebuia myrtifolia</i>	0,00	0,00	0,07	1	1	0	0

Ab Muy (Med, Poc) perturb: Abundancia relativa en los sitios Muy (Medianamente, Poco) perturbados (%). Fruto: tipo y tamaño de los frutos según la codificación expuesta en metodología. Semillas: forma de dispersión de las semillas según la codificación expuesta en métodos. Demanda de luz: si se verifica (1) o no (0) la demanda a la luz. Toler sombra: si se verifica o no la tolerancia a la sombra.

Anexo 1.2. Caso 1: 120 individuos uniformemente distribuidos en cuatro especies, y dos o cuatro tipos funcionales.

Casos	FT	Sp (Indiv)	σ
Caso 1a: T=1; S=4; N=120	A	a (30)	4
		b (30)	
		c (30)	
		d (30)	
Caso 1b: T=2; S=4; N=120	A	a (30)	16
		b (30)	
	B	c (30)	
		d (30)	
Caso 1c: T=4; S=4; N=120	A	a (30)	64
	B	b (30)	
	C	c (30)	
	D	d (30)	

FT: tipos funcionales; Sp: especies; Indiv: individuos. T: número de tipos funcionales; S: número de especies; N: número total de individuos; σ : diversidad funcional.

Anexo 1.3. Caso 2: Tres tipos funcionales con diferente número de especies pero el mismo número de individuos.

Casos	FT	Sp (Indiv)	σ
Caso 2a: T=3; S=6; N=120	A	a (20)	54
		b (20)	
	B	c (20)	
		d (20)	
	C	e (20)	
		f (20)	
Cas0 2b: T=3; S=12; N=120	A	a (10)	108
		b (10)	
		c (10)	
		d (10)	
	B	a (10)	
		b (10)	
		c (10)	
		d (10)	
	C	a (10)	
		b (10)	
		c (10)	
		d (10)	

FT: tipos funcionales; Sp: especies; Indiv: individuos. T: número de tipos funcionales; S: número de especies; N: número total de individuos; σ : diversidad funcional.

Anexo 1.4. Caso 3: Tres tipos funcionales y seis especies con diferencias en la distribución de especies e individuos.

Casos	FT	Sp (Indiv)	σ
Caso 3a: T=3; S=6; N=120	A	a (30)	48
		b (10)	
	B	c (30)	
		d (10)	
		e (30)	
		f (10)	
Caso 3b: T=3; S=6; N=120	A	a (20)	36
	B	b (20)	
		c (20)	
	C	d (20)	
		e (20)	
		f (20)	
Caso 3c: T=3; S=6; N=120	A	a (40)	40,5
	B	b (30)	
		c (10)	
	C	d (20)	
		e (10)	
		f (10)	
FT: tipos funcionales; Sp: especies; Indiv: individuos. T: número de tipos funcionales; S: número de especies; N: número total de individuos; σ : diversidad funcional.			

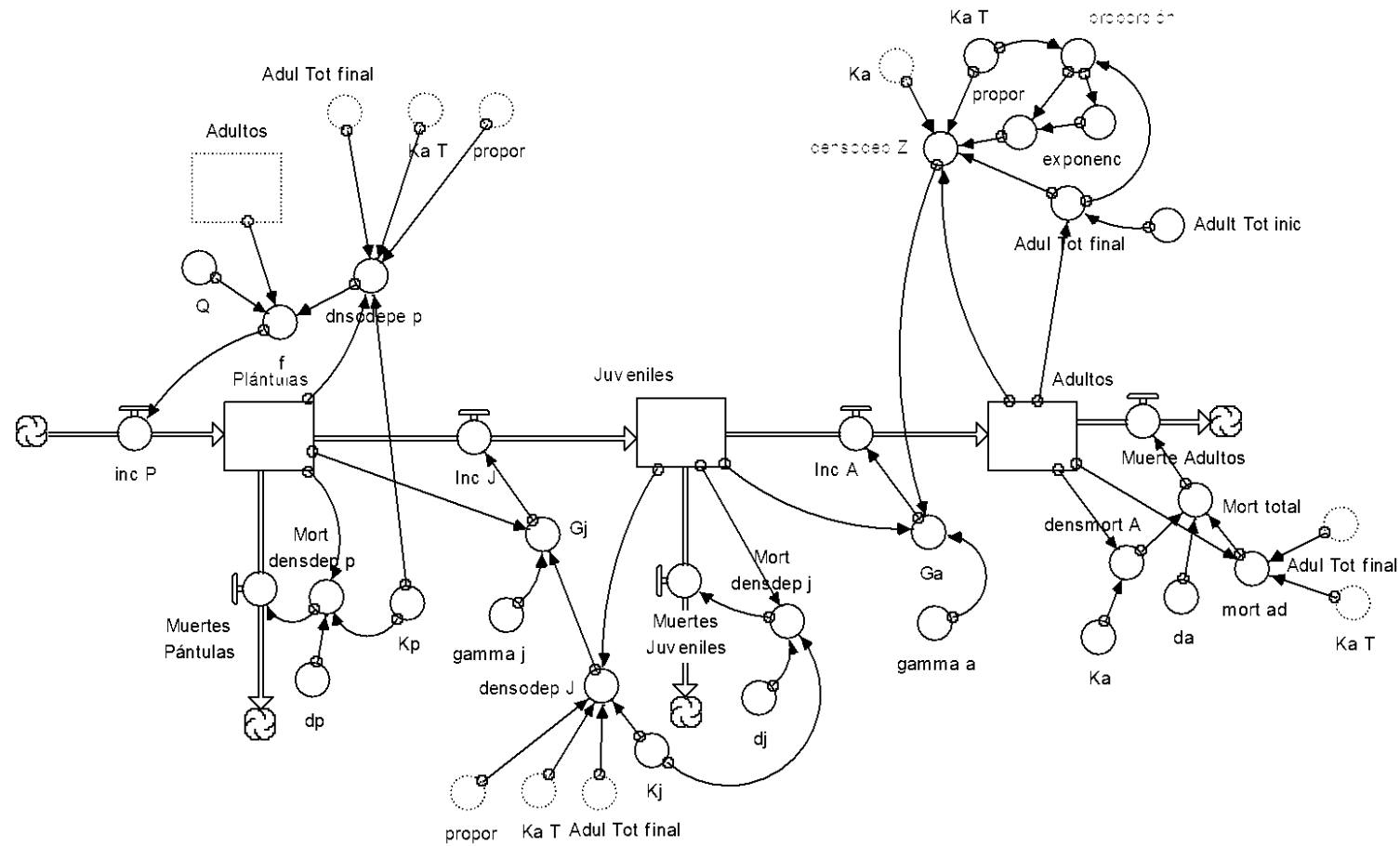
Anexo 1.5. Vector de estado regenerativo para los tipos funcionales en sitios con diferente nivel de perturbaciones.

Tipos Funcionales	Vector de estado regenerativo $V_{ER} = \begin{pmatrix} n_p \\ n_j \\ n_a \end{pmatrix}$		
	Sitios Muy Perturb	Sitios Med Perturb	Sitios Poco Perturb
Cobertoras	$\begin{pmatrix} 1139 \\ 27 \\ 95 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} 567 \\ 148 \\ 714 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} 426 \\ 159 \\ 840 \end{pmatrix}$
Colonizadoras	$\begin{pmatrix} 101 \\ 12 \\ 6 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} 1217 \\ 200 \\ 505 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} 790 \\ 392 \\ 1451 \end{pmatrix}$
Estabilizadoras	$\begin{pmatrix} 0 \\ 1 \\ 2 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} 114 \\ 21 \\ 86 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} 52 \\ 89 \\ 265 \end{pmatrix}$

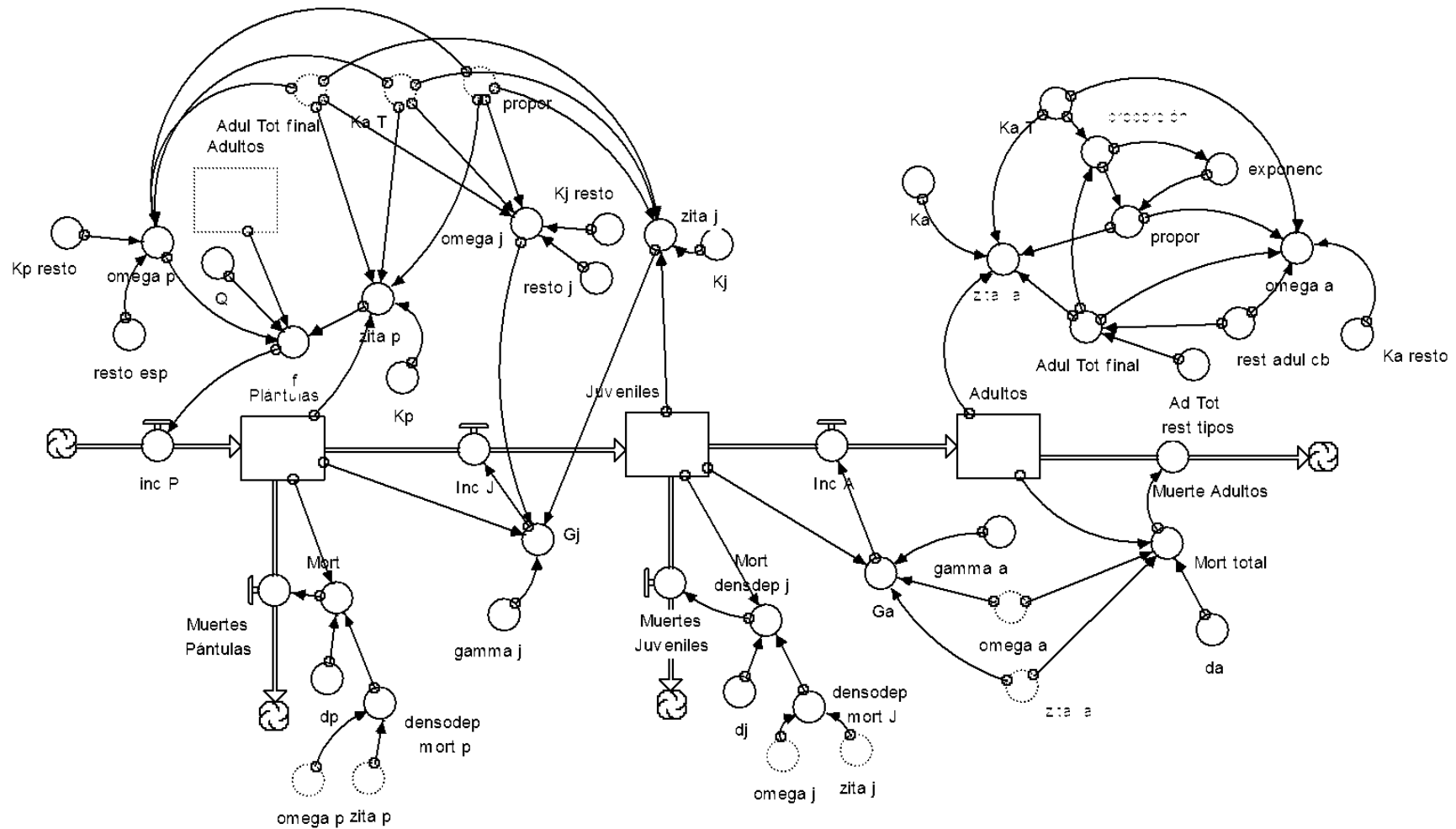
V_{ER} : Vector de estado regenerativo. n_p : Número de plántulas. n_j : Número de juveniles.
 n_a : Número de adultos.

Anexo 2. Gráficos del Capítulo 3

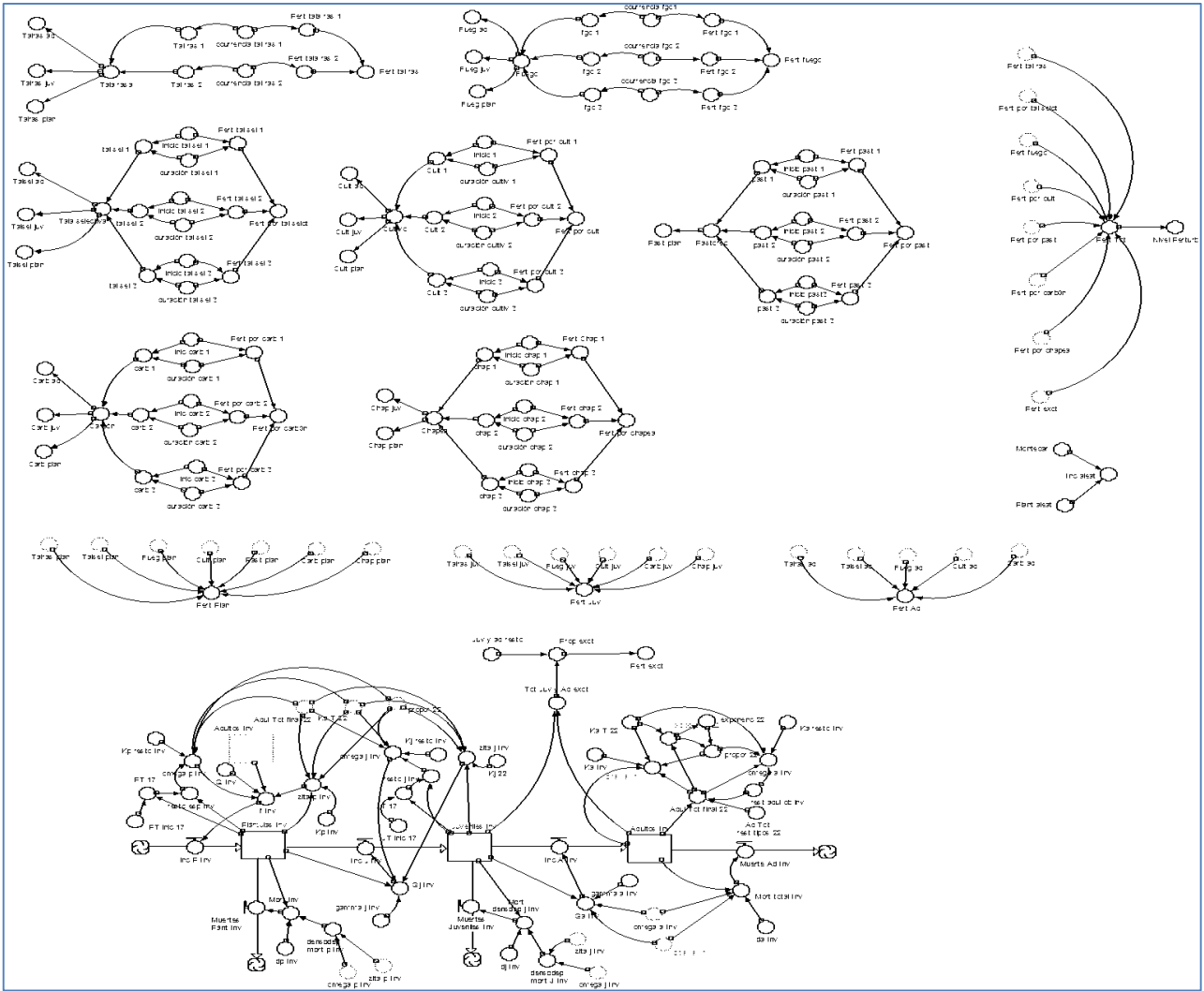
Anexo 2.1. Modelo funcional para una especie cobertora sin considerar densodependencia del resto de las especies cobertoras.



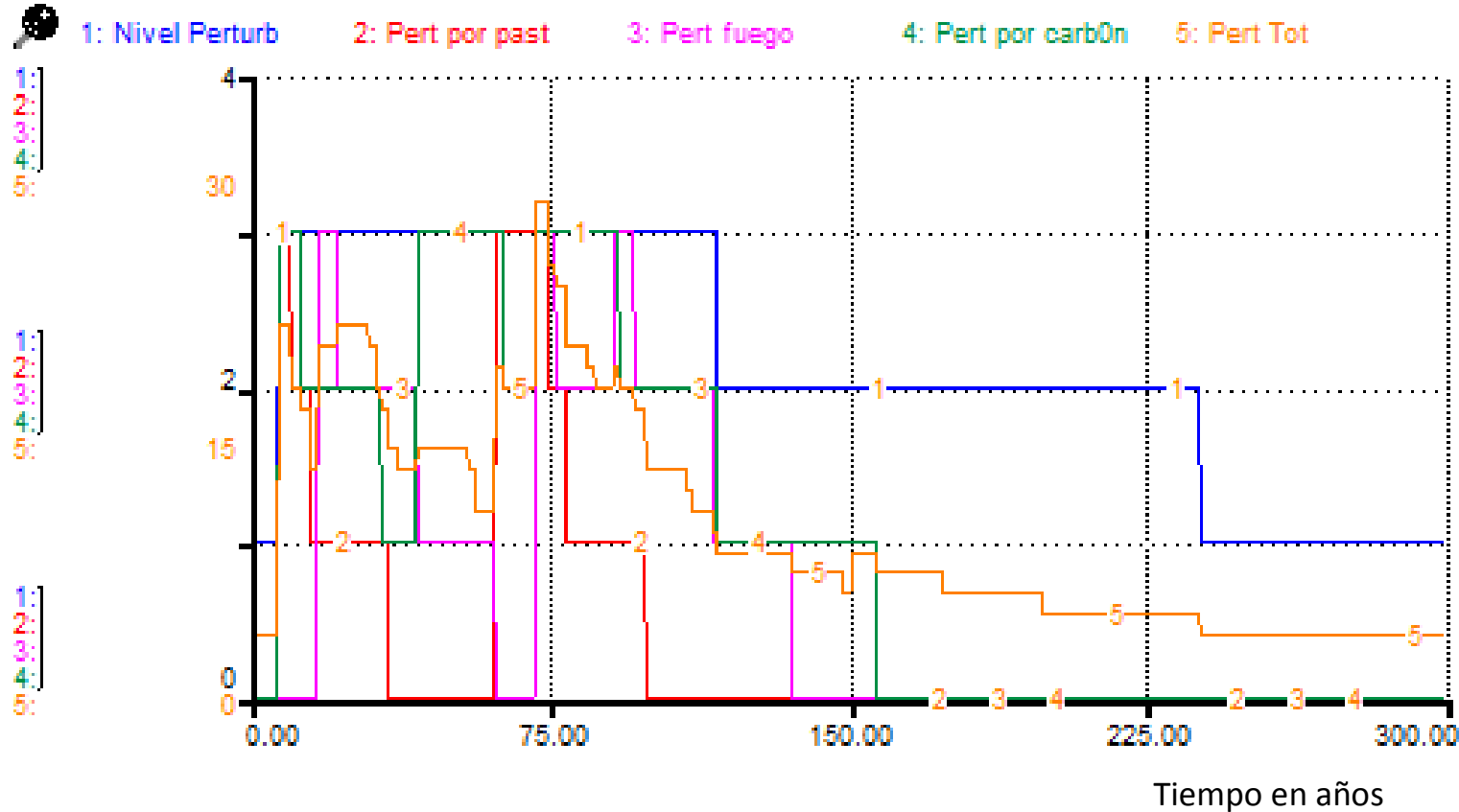
Anexo 2.2. Modelo funcional para una especie cobertora considerando la densodependencia del resto de las especies cobertoras.



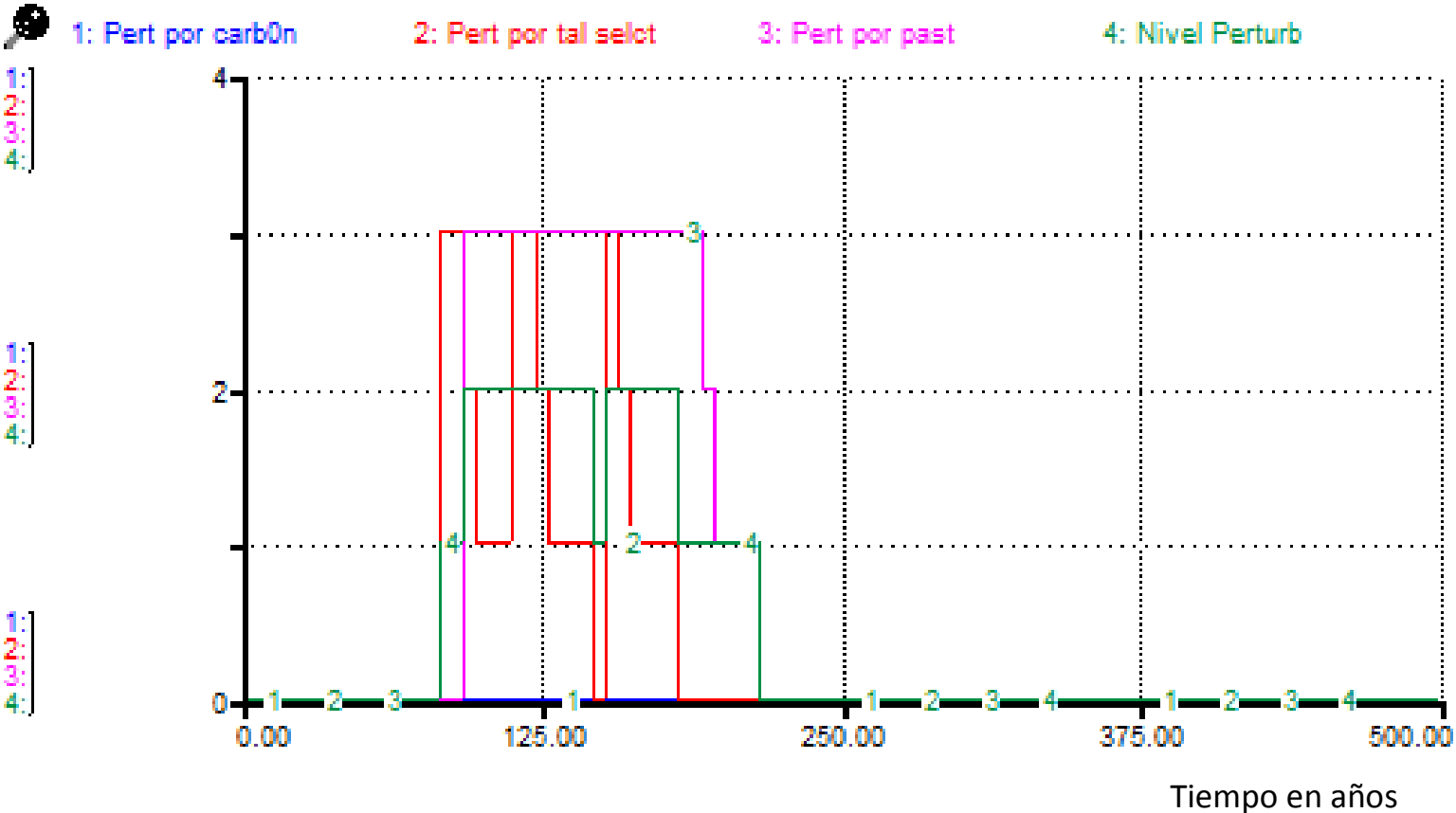
Anexo 2.3. Módulo de perturbaciones en el modelo funcional.



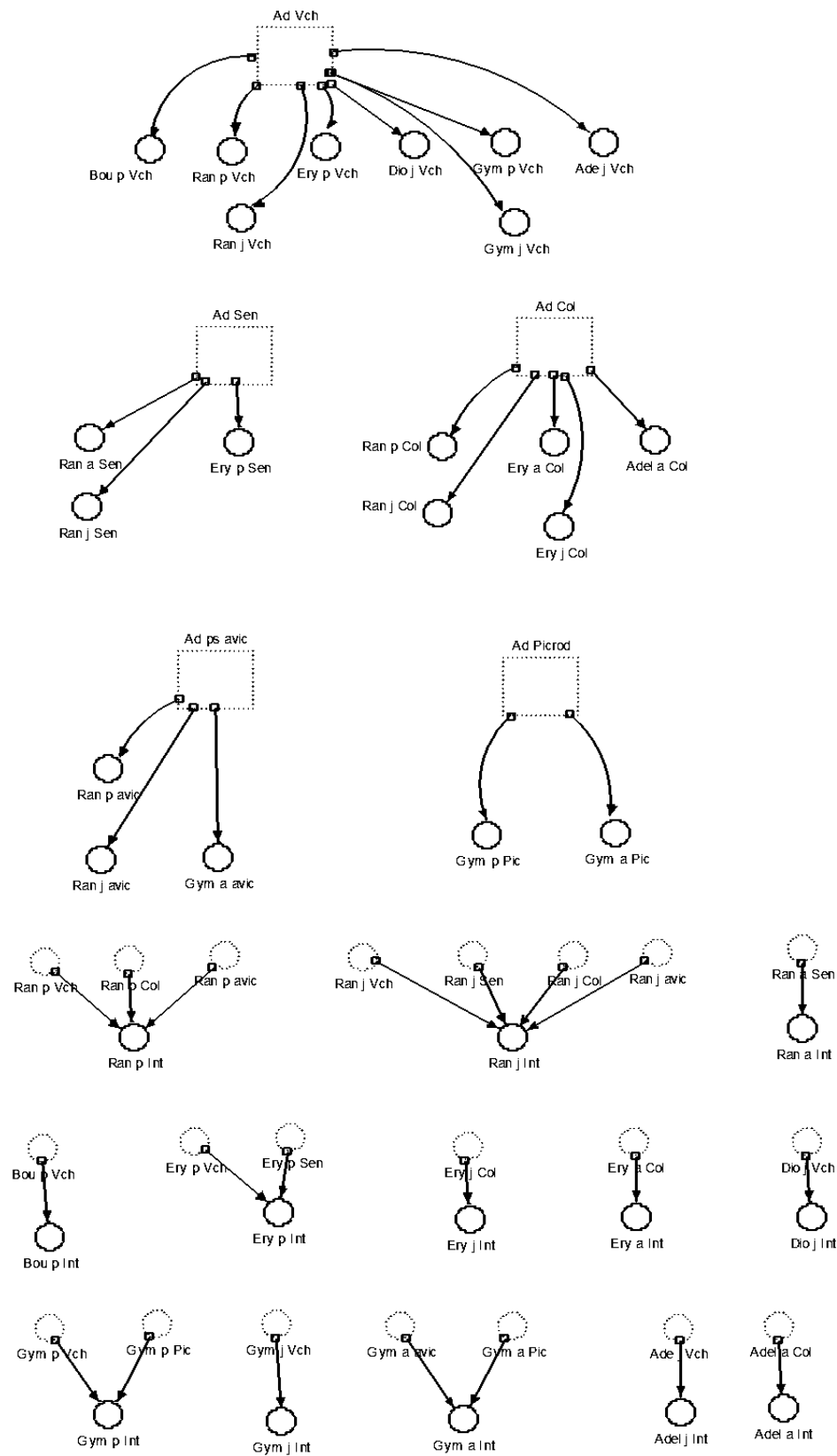
Anexo 2.4. Nivel alto de perturbaciones.



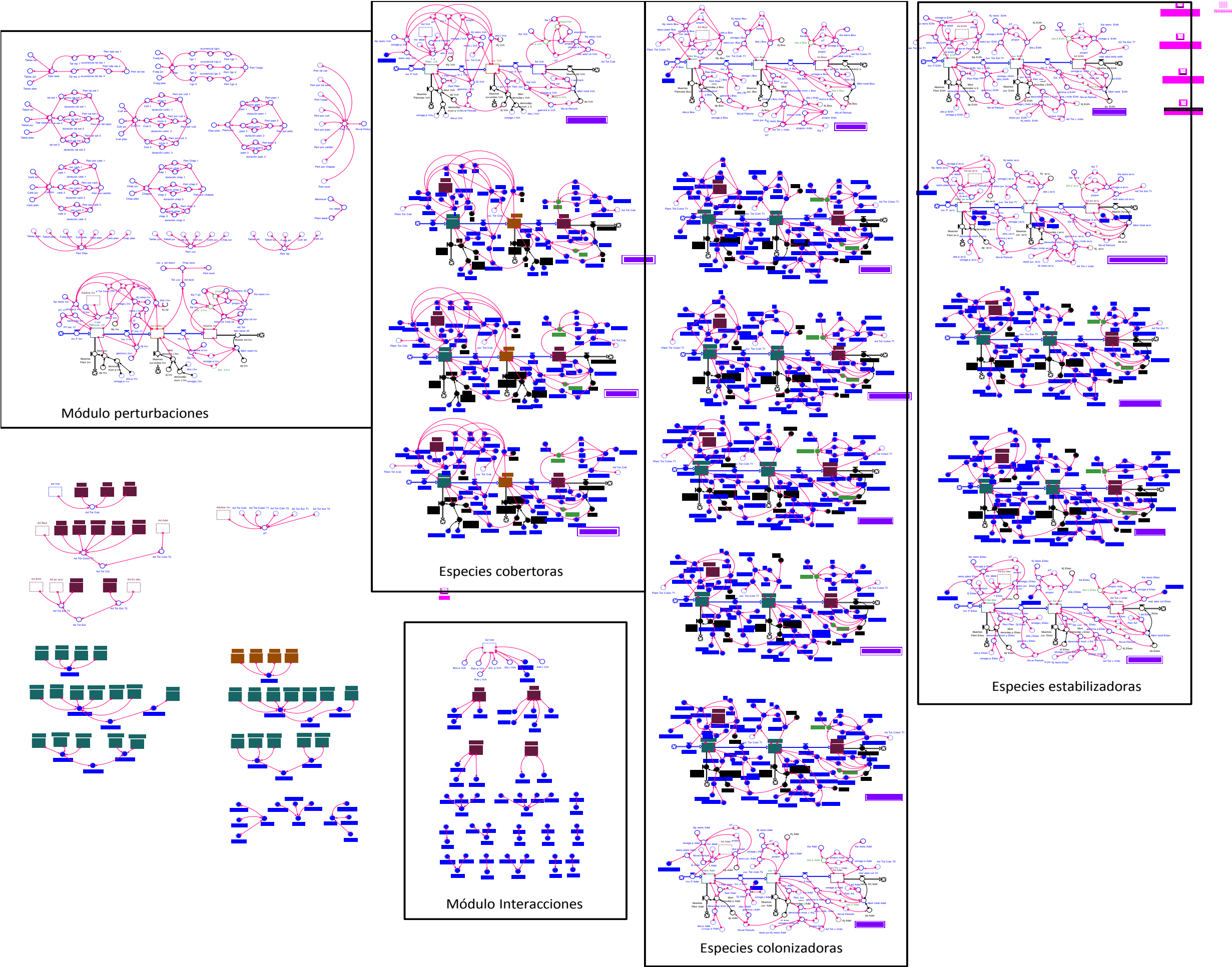
Anexo 2.5. Nivel medio de perturbación



Anexo 2.6. Módulo de interacciones del modelo funcional.



Anexo 2.7. Modelo general del sistema integrando las interacciones y las perturbaciones (resumido).



Anexo 3. Procedimientos realizados para la obtención del índice σ de diversidad funcional.

Se supone una muestra correspondiente a una comunidad vegetal dada, donde se han listado S especies. Para cada especie i se tienen n_i individuos, de manera que el número total de individuos, N , en la parcela es:

$$N = \sum_{i=1}^S n_i$$

Supongamos además que las S especies identificadas se encuentran distribuidas en varios tipos funcionales determinados según un criterio dado (por ejemplo los tipos funcionales de acuerdo con la respuesta a alguna perturbación antrópica), de manera que el número de tipos funcionales es T .

Si en cada tipo funcional hay S_j especies, entonces el número de individuos en cada tipo funcional, m_j , será igual a la suma del número de individuos de cada una de las especies correspondientes al tipo funcional dado:

$$m_j = \sum_{i=1}^{S_j} n_{ij} = n_{1j} + n_{2j} + \dots + n_{S_j j}$$

y el número total de individuos será entonces también igual a la suma del número de individuos presentes en cada tipo funcional:

$$N = \sum_{j=1}^T m_j$$

Denominemos A_i al suceso consistente en que al elegir un individuo este corresponde a una especie i cualquiera. La probabilidad de ocurrencia de este suceso está dada por

$$P(A_i) = \frac{n_i}{N}$$

Si denominamos B_j al suceso consistente en que al elegir un individuo este pertenece a un tipo funcional j , la probabilidad de ocurrencia de tal suceso está dada por

$$P(B_j) = \frac{m_j}{N}$$

Considerando siempre que N es suficientemente grande, analicemos los siguientes casos:

1. Si el suceso en cuestión se refiere a que al escoger dos individuos, uno pertenece a la especie i de un tipo funcional dado j y el otro pertenece a cualquier otra especie de las que integran el mismo tipo funcional j , este suceso se puede representar como:

$$(A_{ij} \cap B_j)$$

La probabilidad de ocurrencia de este suceso se expresa como

$$P(A_{ij} \cap B_j) = P(A_{ij}) P(B_j) = \frac{n_{ij}}{N} \frac{m_j}{N}$$

2. Consideremos ahora que se repite dos veces el experimento de tomar dos individuos. Y en cada caso se repite el resultado. Tal suceso se denomina como

$$(A_{ij} \cap B_j) \cap (A_{ij} \cap B_j)$$

La probabilidad de ocurrencia de tal suceso está dada por:

$$P[(A_{ij} \cap B_j) \cap (A_{ij} \cap B_j)] = \left(\frac{n_{ij}}{N}\right)^2 \left(\frac{m_j}{N}\right)^2$$

Nótese que en este caso debe existir correspondencia en la misma especie para dos de los individuos (uno en cada par elegido) pero no para los otros dos que solo se les exige pertenecer al mismo tipo funcional y en la segunda elección el segundo individuo puede pertenecer a una tercera especie del mismo tipo funcional.

3. Se considera ahora otro caso posible. Si al elegir un individuo este puede ser de una cualquiera de las S_j especies del tipo funcional j , tal suceso se representa como

$$(A_{1j} \cup A_{2j} \cup \dots \cup A_{S_j j})$$

La probabilidad de ocurrencia de este suceso estará dada por

$$P[(A_{1j} \cup A_{2j} \cup \dots \cup A_{S_j j})] = \left(\frac{n_{1j}}{N}\right) + \left(\frac{n_{2j}}{N}\right) + \dots + \left(\frac{n_{S_j j}}{N}\right)$$

4. Veamos una combinación de los casos 2 y 3. Supongamos que en la elección de dos pares se obtendrá coincidencia en la especie i y el tipo funcional j , un individuo en cada par elegido, y el otro individuo de cada par corresponde a una cualquiera de las S_j especies del tipo funcional j , es decir solo hay coincidencia en el tipo funcional sin que

necesariamente tengan que coincidir en especie en ambos pares, tal suceso se representa de la forma:

$$\begin{aligned} & [(A_{1j} \cap B_j) \cap (A_{1j} \cap B_j)] \cup [(A_{2j} \cap B_j) \cap (A_{2j} \cap B_j)] \cup \dots \\ & \cup [(A_{S_{jj}} \cap B_j) \cap (A_{S_{jj}} \cap B_j)] \end{aligned}$$

La probabilidad de ocurrencia de tal suceso se expresa como:

$$\begin{aligned}
P & \left[[(A_{1j} \cap B_j) \cap (A_{1j} \cap B_j)] \cup [(A_{2j} \cap B_j) \cap (A_{2j} \cap B_j)] \cup \dots \right. \\
& \quad \left. \cup [(A_{s_{jj}} \cap B_j) \cap (A_{s_{jj}} \cap B_j)] \right] \\
& = \left(\frac{n_{1j}}{N} \right)^2 \left(\frac{m_j}{N} \right)^2 + \left(\frac{n_{2j}}{N} \right)^2 \left(\frac{m_j}{N} \right)^2 + \dots + \left(\frac{n_{s_{jj}}}{N} \right)^2 \left(\frac{m_j}{N} \right)^2 = \rho_1
\end{aligned}$$

Ó:

$$\rho_1 = \left(\frac{n_{1j}}{N}\right)^2 \left(\frac{m_j}{N}\right)^2 + \left(\frac{n_{2j}}{N}\right)^2 \left(\frac{m_j}{N}\right)^2 + \dots + \left(\frac{n_{s_j j}}{N}\right)^2 \left(\frac{m_j}{N}\right)^2$$

Si se generaliza el suceso incluyéndole la posibilidad de obtener coincidencia par a par en dos individuos de la misma especie y dos individuos del mismo tipo funcional que la especie de los otros dos anteriores, para todos los N individuos, las S especies y los T tipo funcionales, se obtiene el índice:

$$\begin{aligned} \rho &= \left(\frac{n_{11}}{N}\right)^2 \left(\frac{m_1}{N}\right)^2 + \left(\frac{n_{21}}{N}\right)^2 \left(\frac{m_1}{N}\right)^2 + \dots + \left(\frac{n_{s_1 1}}{N}\right)^2 \left(\frac{m_1}{N}\right)^2 + \left(\frac{n_{12}}{N}\right)^2 \left(\frac{m_2}{N}\right)^2 \\ &\quad + \left(\frac{n_{22}}{N}\right)^2 \left(\frac{m_2}{N}\right)^2 + \dots + \left(\frac{n_{s_2 2}}{N}\right)^2 \left(\frac{m_2}{N}\right)^2 \\ &\quad + \dots \dots \dots \dots \dots \dots + \\ &\quad + \left(\frac{n_{1T}}{N}\right)^2 \left(\frac{m_T}{N}\right)^2 + \left(\frac{n_{2T}}{N}\right)^2 \left(\frac{m_T}{N}\right)^2 + \dots + \left(\frac{n_{s_T T}}{N}\right)^2 \left(\frac{m_T}{N}\right)^2 \\ \\ \rho &= \left(\frac{m_1}{N}\right)^2 \sum_{i=1}^{s_1} \left(\frac{n_{i1}}{N}\right)^2 + \left(\frac{m_2}{N}\right)^2 \sum_{i=1}^{s_2} \left(\frac{n_{i2}}{N}\right)^2 + \dots + \left(\frac{m_j}{N}\right)^2 \sum_{i=1}^{s_j} \left(\frac{n_{ij}}{N}\right)^2 \end{aligned}$$

$$\rho = \sum_{j=1}^T \left(\frac{m_j}{N}\right)^2 \sum_{i=1}^{S_j} \left(\frac{n_{ij}}{N}\right)^2$$

Donde

T : número de tipos funcionales identificados

S_j : número de especies en el tipo funcional j

m_j : número de individuos en tipo funcional j

n_{ij} : número de individuos en la especie i del tipo funcional j

N : número total de individuos.

El término ρ representa un indicador de la dominancia de las especies i y de los tipos funcionales j y su valor es la probabilidad de que al elegir dos pares de individuos exista una coincidencia en la especie de un individuo en cada par y del tipo funcional al que corresponde dicha especie en el otro individuo de cada par, aunque este otro individuo pueda corresponder a cualquiera de las especies incluidas dentro del tipo funcional dado.

Siguiendo el criterio de que la diversidad se puede considerar como el inverso de la dominancia (Feinsinger, 2003) se propone para evaluar la diversidad funcional la utilización del índice:

$$\sigma = \frac{1}{\rho}$$

Anexo 4. Deducción de las ecuaciones de cambio para las especies según el tipo funcional.

Cualquier modelo de una comunidad que pretenda simular la evolución temporal de sus poblaciones debe tener en cuenta los siguientes aspectos: la densodependencia de las poblaciones (debidas a interacciones intra e inter – específicas), la estocasticidad ambiental (de la cual forman parte las propias perturbaciones naturales y antrópicas), y las interacciones de facilitación o competencia entre las especies (Morris y Doak, 2000; Damgaard, 2005)

Para la elaboración de un modelo matemático que describa teóricamente la demografía de las poblaciones de las especies consideradas en el bosque, teniendo en cuenta los aspectos arriba expuestos, partimos de la forma más general para el modelo matricial

$$\begin{pmatrix} P(t+1) \\ J(t+1) \\ A(t+1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} s_p & 0 & f \\ g_j & s_j & 0 \\ 0 & g_a & s_a \end{pmatrix} * \begin{pmatrix} P(t) \\ J(t) \\ A(t) \end{pmatrix} \quad (I)$$

De donde:

$$P(t+1) = s_p * P(t) + 0 + f * A(t) \quad (1)$$

$$J(t+1) = g_j * P(t) + s_j * J(t) + 0 \quad (2)$$

$$A(t+1) = 0 + g_{as} * J(t) + s_a A(t) \quad (3)$$

En el sistema anterior:

$P(t)$, $P(t+1)$, $J(t)$, $J(t+1)$, $A(t)$ y $A(t+1)$ son el número de plántulas, juveniles y adultos en t y $t+1$ respectivamente.

f es la fecundidad de los adultos, entendida como el número de plántulas establecidas nuevas que aparecen en $t+1$ debidas a los adultos presentes en t .

s_p , s_j y s_a son las supervivencias de las plántulas, juveniles y adultos respectivamente, entendidas como el número de individuos del tiempo t que permanecerán como plántulas, juveniles o adultos en el $t+1$.

g_j y g_a son las ganancias de juveniles y adultos en $t+1$, entendidas como el número de plántulas de en t que se transforman en juveniles en $t+1$ (g_j) y el número de juveniles en t que se transforman en adultos en $t+1$ g_{ja} .

En cada ecuación se plantea un modelo de acuerdo a los propuestos en la literatura, adecuándolos, como sugieren Morris y Doak (2000) a las condiciones del estudio y a la información disponible.

En todos los casos se considerará la denso-dependencia cuando esta afecte alguno de los elementos de la matriz.

Para cada caso se considerará las diferencias entre las cobertoras, las colonizadoras y las estabilizadoras. Debe tenerse en cuenta que se deberá establecer una ecuación para cada especie en cada tipo funcional.

Plántulas de especies cobertoras

Trabajemos en la ecuación (1) donde aparecen los parámetros fecundidad de los adultos (f) y supervivencia de plántulas (s_p).

Veamos inicialmente la fertilidad en adultos y supervivencia en plántulas de cobertoras.

Se pueden usar los siguientes modelos según Morris y Doak (2000) para considerar la denso-dependencia en la fertilidad.

$$f_i = \phi(K_{p_i} - P_i) \quad (4.a) \quad f_i = (K_{p_i} - P_i)e^{\phi\left(1 - \frac{P_i}{K_{p_i}}\right)} \quad (4.b)$$

O también el modelo logístico:

$$f_i = \phi\left(1 - \frac{P_i}{K_{p_i}}\right) \quad (5)$$

De donde:

$$f_i A_i(t) = \phi_i \left(1 - \frac{P_i}{K_{p_i}}\right) A_i(t) \quad (6)$$

f_i es la fertilidad de los adultos de la especie i .

A_i es el número total de adultos de la especie cobertora i .

ϕ_i es el coeficiente de fertilidad de la especie i .

P_i es el número de plántulas en el tiempo t .

K_{p_i} es la capacidad de carga del sitio para las plántulas de la especie i .

En la ecuación (6), cuando $P_i = K_{p_i}$ el término $\left(1 - \frac{P_i}{K_{p_i}}\right)$ es igual a cero y la fertilidad se anula, con lo que el número de nuevas plántulas que se establece se hace cero.

Pero el número de plántulas posibles a establecerse depende en el caso de las especies cobertoras de la disponibilidad de espacios abiertos.

El término $\left(1 - \frac{A_T}{K_{aT}}\right)$ podría considerarse como una medida de la disponibilidad de sitios abiertos para el establecimiento de plántulas de cobertoras (que necesitan espacios abiertos). Introduciéndolo como un nuevo factor en la ecuación de la fertilidad podría representar la variación de esta con la disponibilidad de espacio.

Sin embargo, este factor varía linealmente cuando aumenta la cantidad de individuos adultos y en la realidad esto no ocurre. La superficie cubierta aumenta inicialmente más rápido cuando aumenta el número total de adultos y luego se aproxima asintóticamente al valor de cobertura total, cuando la superficie disponible es nula.

Por lo tanto, para representar la dependencia espacial es preferible usar una relación exponencial del tipo

$$S_{disp} = \left(1 - \frac{A_T}{K_{aT}} e^{\left(1 - \frac{A_T}{K_{aT}}\right)}\right) S_{total} \quad (7)$$

La ecuación (7) es igual a cero para $A_T = K_{aT}$, con lo que la superficie disponible es nula, y es igual a 1 para $A_T = 0$, siendo en este caso máxima la superficie disponible. En el Gráfico 1 se representa la curva de la ecuación.

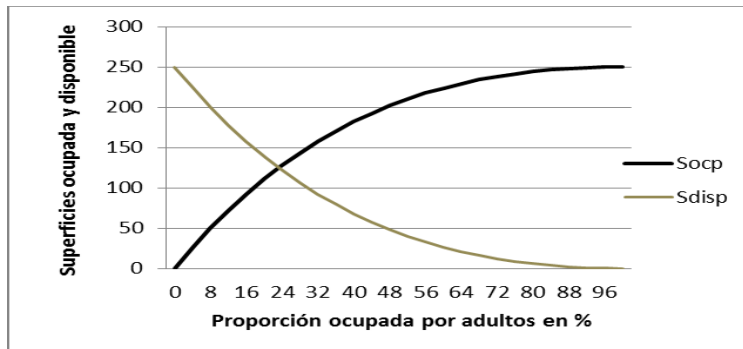


Gráfico 1. Variación de la superficie disponible u ocupada en función de la proporción de cobertura de adulto para una unidad de superficie de 250 m².

La dependencia espacial puede introducirse como un término independiente en la ecuación de la fertilidad. Sin embargo una manera más realista de considerar esta dependencia, es asumirla mediante la dependencia de la capacidad de carga para plántulas respecto al espacio disponible:

$$K_{p_{ir}} = K_{p_{iT}} \left[1 - \frac{A_T}{K_{aT}} e^{\left(1 - \frac{A_T}{K_{aT}}\right)} \right] \quad (8)$$

Donde

$K_{p_{ir}}$: capacidad de carga real en una superficie unitaria parcialmente cubierta

$K_{p_{iT}}$: capacidad de carga teórica en una superficie unitaria absolutamente descubierta.

Introduciendo esta dependencia la ecuación para la fertilidad (6) quedaría de la forma

$$f_i A_i(t) = \phi_i \left(1 - \frac{P_i}{K_{p_{iT}} \left[1 - \frac{A_T}{K_{aT}} e^{\left(1 - \frac{A_T}{K_{aT}}\right)} \right]} \right) A_i(t) \quad (9)$$

Se verá ahora la supervivencia de las plántulas de cobertoras.

En este estudio se considera, como ya se ha apuntado, las plántulas establecidas. Por lo tanto no se considera la supervivencia en los primeros estadios. Cuando se habla aquí de supervivencia de plántulas, se refiere a la posibilidad de que una plántula se mantenga como tal al año siguiente, de la misma forma que cuando se habla de fertilidad se refiere a la generación de nuevas plántulas establecidas. Esto es válido para las plántulas de todos los tipos funcionales.

Las plántulas de cobertoras que se logran establecer pasan con rapidez al estado de juveniles y es difícil que se mantengan como plántulas al año siguiente. La mortalidad dependerá de si se mantiene el espacio abierto y de la denso-dependencia.

En la ecuación (1) el término $s_p P(t)$ se puede escribir de la siguiente forma:

$$s_p P_i(t) = P_i(t) - d_{pi} \left(1 + \frac{P_i(t)}{K_{p_i}} \right) P_i(t) - g_{j_{icb}} P_i(t) \quad (10)$$

Donde

$d_{pi} \left(1 + \frac{P_i(t)}{K_{p_i}} \right)$ es la mortalidad denso-dependiente.

K_{p_i} es la capacidad de carga para plántulas en los espacios abiertos, que puede estimarse del campo en los estadios muy perturbados donde predominan estos espacios, y $g_{j_{icb}} P_i(t)$ es la proporción de las plántulas que pasan a juveniles en $t + 1$.

Aquí K_{p_i} , como se ha indicado es dependiente del espacio disponible según la ecuación (8) por lo que sustituyendo en la ecuación (10) se tendrá:

$$s_p P_i(t) = P_i(t) - d_{pi} \left(1 + \frac{P_i(t)}{K_{p_{iT}} \left[1 - \frac{A_T}{K_{aT}} e^{\left(1 - \frac{A_T}{K_{aT}}\right)} \right]} \right) P_i(t) - g_{j_{icb}} P_i(t) \quad (11)$$

El término $g_{j_{icb}} P_i(t)$ se verá más adelante cuando se analicen los términos de la ecuación (2).

Considerando las ecuaciones (9) y (11), la ecuación (1) para las especies cobertoras (sin considerar la dependencia del resto de las especies del mismo tipo funcional) puede escribirse de la forma:

$$P_i(t + 1) = P_i(t) + \phi_i \left(1 - \frac{P_i(t)}{K_{p_{iT}} \left[1 - \frac{A_T}{K_{aT}} e^{\left(1 - \frac{A_T}{K_{aT}}\right)} \right]} \right) A_i(t) - d_{pi} \left(1 + \frac{P_i(t)}{K_{p_{iT}} \left[1 - \frac{A_T}{K_{aT}} e^{\left(1 - \frac{A_T}{K_{aT}}\right)} \right]} \right) P_i(t) - g_{j_{icb}} P_i(t) \quad (12)$$

Donde:

ϕ_{p_i} : Tasa de incremento de las plántulas para la especie i .

d_{pi} : Mortalidad de las plántulas de la especie i .

En la ecuación (12), el término $\frac{P_i(t)}{K_{p_{iT}} \left[1 - \frac{A_T}{K_{aT}} e^{\left(1 - \frac{A_T}{K_{aT}}\right)} \right]}$ se indetermina para $A_T = K_{aT}$. De la

experiencia se conoce que cuando esto ocurre la fertilidad se anula ocurriendo como si

una sola plántula fuera igual a la capacidad de carga y $\frac{P_i(t)}{K_{p_{iT}} \left[1 - \frac{A_T}{K_{aT}} e^{\left(1 - \frac{A_T}{K_{aT}}\right)} \right]} = 1$.

Esta dificultad se resuelve definiendo una función $\theta(t)$, tal que

para $A_T < K_{aT}$

$$\theta_p(t) = \frac{P_i(t)}{K_{piT} \left[1 - \frac{A_T}{K_{aT}} e^{\left(1 - \frac{A_T}{K_{aT}}\right)} \right]} \quad (13)$$

Mientras que para $A_T = K_{aT}$

$$\theta_p(t) = 1$$

De manera tal que ahora la ecuación (12) puede escribirse de la forma:

$$P_i(t+1) = P_i(t) + \phi_i \left(1 - \theta_p(t) \right) A_i(t) - d_{pi} \left(1 + \theta_p(t) \right) P_i(t) - g_{j_{icb}} P_i(t) \quad (14)$$

Lo anterior significa que, cuando $A_T=0$, la ecuación tiene una dependencia logística simple de la capacidad de carga del sitio para la especie. Si el sitio tiene una parte cubierta ($0 < A_T < K_{aT}$), entonces la fertilidad depende del espacio disponible según la ecuación (13) y si $A_T = K_{aT}$, lo que en la naturaleza significa que no queda espacio disponible para nuevas plántulas, entonces en la ecuación (14), al tomar el valor $\theta_p(t) = 1$, la fertilidad se iguala a cero y la mortalidad se duplica.

Los términos d_{pi} y ϕ_{pi} se estiman a partir de los datos de campo.

Dependencia en la densidad de individuos, respecto al resto de las especies cobertoras

Cuando en el sitio hay más de una especie, debe tenerse en cuenta que la disponibilidad de espacio abierto será compartida por todas las especies con los mismos requerimientos y que el sitio no soporta el número de plántulas resultante de la suma de las posibilidades para cada especie por separado. Es necesario entonces, introducir un término que controle el número posible en función de la cantidad de plántulas de todas las especies, con el mismo requerimiento de espacio, previamente existentes.

En la ecuación para la fertilidad (9) se introduce un término que dependa de la medida en que esta capacidad para las plántulas del resto de las especies cobertoras se alcanza en el sitio.

Este término tendrá la forma

$$1 - \Omega_p(t) = 1 - \frac{P_r(t)}{K_{pr}}$$

Donde:

$P_r(t)$: es el número total de plántulas del resto las especies cobertoras.

K_{pr} : es la media de la capacidad total de carga para el resto de las plántulas de todas las especies cobertoras presentes, excepto la especie i .

El valor real de K_{pr} depende de la disponibilidad de espacio abierto en el caso de las cobertoras

$$K_{pr} = K_{prT} \left[1 - \frac{A_T}{K_{aT}} e^{\left(1 - \frac{A_T}{K_{aT}}\right)} \right]$$

K_{prT} : es el valor que teóricamente tendría si el espacio estuviera descubierto

Y, sustituyendo se tendrá que:

$$\Omega_p(t) = \frac{P_r(t)}{K_{pr} \left[1 - \frac{A_T}{K_{aT}} e^{\left(1 - \frac{A_T}{K_{aT}}\right)} \right]}$$

El término $\Omega(t)$ se indetermina, como $\theta_p(t)$, cuando $A_T = K_{aT}$, por lo tanto se tomará de manera tal que para $A_T < K_{aT}$

$$\Omega_p(t) = \frac{P_r(t)}{K_{pr} \left[1 - \frac{A_T}{K_{aT}} e^{\left(1 - \frac{A_T}{K_{aT}}\right)} \right]}$$

Y para $A_T = K_{aT}$

$$\Omega_p(t) = 1$$

Sustituyendo en la ecuación de la fertilidad para las plántulas de cobertoras

$$f_i A_i(t) = \phi_i \left(1 - \theta_p(t) \right) \left(1 - \Omega_p(t) \right) A_i(t)$$

Con las condiciones expuestas más arriba para $\Omega_p(t)$

De aquí se ve que cuando el número total de plántulas se corresponde solo con las plántulas de la especie i , $\Omega_p(t) = 0$ y queda la ecuación solo para la especie i como se plantea en la ecuación (9) y que la fertilidad se anulará cuando esta especie alcanza su capacidad de carga en el sistema de acuerdo con la disponibilidad de espacio descubierto. Cuando el número total de plántulas del resto de las especies se hace igual a la media de la capacidad total de carga para las plántulas de todas las especies cobertoras presentes excepto la especie i (K_{pr}), lo cual significa que el espacio disponible se ha saturado con las plántulas del resto de las especies, entonces la fertilidad de la especie i también se anula, de manera que no pueden establecerse más plántulas de la especie (ni de ninguna otra).

Finalmente la ecuación (1) para las plántulas de cobertoras, considerando tanto la densodependencia respecto a los individuos de la propia especie, como al resto de los individuos del mismo tipo funcional, se escribe de la forma:

$$P_i(t+1) = P_i(t) + \phi_i \left(1 - \theta_p(t)\right) \left(1 - \Omega_p(t)\right) A_i(t) - d_{pi} \left(1 + \theta_p(t) + \Omega_p(t)\right) P_i(t) - g_{j_{icb}} P_i(t) \quad (15)$$

Un procedimiento análogo se realiza para los juveniles y los adultos de las cobertoras.

En el caso de las especies colonizadoras y estabilizadoras se procede de manera similar, pero se considera ahora el hecho de que en vez de espacios abiertos, las plántulas y juveniles demandan espacios cubiertos para establecerse.

Ahora, la dependencia del espacio para la capacidad de carga es de la siguiente manera:

$$K_{p_{ir}} = K_{p_{iT}} * \frac{A_T}{K_{aT}} * e^{\left(1 - \frac{A_T}{K_{aT}}\right)} \quad (16)$$

El término θ_p , para colonizadoras y estabilizadoras será:

$$\theta_{p_{c,e}}(t) = \frac{P_i(t)}{K_{p_{iT}} * \frac{A_T}{K_{aT}} * e^{\left(1 - \frac{A_T}{K_{aT}}\right)}} \quad (17)$$

En la ecuación (17) $\theta_{p_{c,e}}(t)$ se indetermina para $A_T = 0$. De la experiencia se conoce que cuando esto ocurre la fertilidad se anula ocurriendo como si una sola plántula fuera igual a la capacidad de carga y $\frac{P_i(t)}{K_{p_{iT}} * \frac{A_T}{K_{aT}} * e^{\left(1 - \frac{A_T}{K_{aT}}\right)}} = 1$.

Por lo tanto, la dificultad con la indeterminación se resuelve definiendo a $\theta_{p_{c,e}}(t)$, tal que para $A_T > 0$

$$\theta_{p_{c,e}}(t) = \frac{P_i(t)}{K_{p_{iT}} * \frac{A_T}{K_{aT}} * e^{\left(1 - \frac{A_T}{K_{aT}}\right)}}$$

Y para $A_T = 0$

$$\theta_{p_{c,e}}(t) = 1$$

De la misma forma se procede con $\Omega_{p_{c,e}}(t)$, para la dependencia del resto de las especies colonizadoras y estabilizadoras.

Como se observa, la ecuación (1) para las plántulas de colonizadoras y estabilizadoras tiene la misma forma que para las cobertoras:

$$\begin{aligned} P_i(t+1) = & P_i(t) + \phi_i \left(1 - \theta_{p_{c,e}}(t)\right) \left(1 - \Omega_{p_{c,e}}(t)\right) A_i(t) \\ & - d_{pi} \left(1 + \theta_{p_{c,e}}(t) + \Omega_{p_{c,e}}(t)\right) P_i(t) - g_{j_{ic,e}} P_i(t) \end{aligned} \quad (18)$$

Pero en este caso cambia la forma de los términos $\theta_{p_{c,e}}(t)$ y $\Omega_{p_{c,e}}(t)$ respecto al espacio disponible para el establecimiento de plántulas de la especie o del resto de las especies colonizadoras y estabilizadoras.

Realizando procedimientos similares se obtienen las ecuaciones de cambio para los juveniles y adultos de las especies cobertoras, colonizadoras y estabilizadoras.

Estimación de los parámetros en las ecuaciones

Si el número de datos fuera lo suficientemente grande, se podrían implementar métodos de regresión no lineal para estimar los parámetros en las ecuaciones y posteriormente

utilizar el criterio de Akaike para definir cuáles de los modelos propuestos se ajustan mejor al comportamiento real del sistema

No obstante, el monitoreo durante tres años consecutivos de los individuos ha permitido conocer los cambios en los números de individuos de plántulas, juveniles y adultos de cada especie y si estos cambios, en el caso de las plántulas y juveniles, se deben a la muerte del individuo, cualquiera sea la causa, o al paso del individuo al estadio regenerativo superior.

Para las plántulas, juveniles o adultos de cualquiera de las especies en cualquiera de los tipos funcionales son válidas las ecuaciones:

$$P_i(t + 1) = P_i(t) + P_n - P_d - J_n \quad (19)$$

$$J_i(t + 1) = J_i(t) + J_n - J_d - A_n \quad (20)$$

$$A_i(t + 1) = A_i(t) + A_n - A_d \quad (21)$$

Dónde:

P_n : es número de plántulas nuevas establecidas en el conteo del año $t + 1$.

P_d : es el número de plántulas reportadas como muertas en el conteo del año $t + 1$.

J_n : es número de juveniles nuevos establecidos en el conteo del año $t + 1$, atribuible al paso de plántulas del año t a juveniles en el $t + 1$.

J_d : es número de juveniles reportados como muertos en el conteo del año $t + 1$.

A_n : es el número de adultos nuevos reportados en el conteo del año $t + 1$, atribuible al paso de juveniles del año t a adultos en el $t + 1$.

A_d : es el número de adultos reportados muertos en el año $t + 1$.

Comparando las ecuaciones para plántulas (19) y (18), para especies cobertoras, ó (19) y (15) para especies colonizadoras o estabilizadoras, se obtiene (en este caso par cobertoras):

$$\phi_i(t) = \frac{P_n(t)}{\left(1 - \frac{P_i(t)}{K_{p_{iT}} \left[1 - \frac{A_T}{K_{aT}} e^{\left(1 - \frac{A_T}{K_{aT}}\right)}\right]}\right) \left(1 - \frac{P_r(t)}{K_{prT} \left[1 - \frac{A_T}{K_{aT}} e^{\left(1 - \frac{A_T}{K_{aT}}\right)}\right]}\right)} A_i(t)$$

y

$$d_{pi}(t) = \frac{P_d(t)}{\left(1 + \frac{P_i(t)}{K_{p_{iT}} \left[1 - \frac{A_T}{K_{aT}} e^{\left(1 - \frac{A_T}{K_{aT}}\right)}\right]} + \frac{P_r(t)}{K_{prT} \left[1 - \frac{A_T}{K_{aT}} e^{\left(1 - \frac{A_T}{K_{aT}}\right)}\right]}\right)} P_i(t)$$

De la misma forma se trabaja con las ecuaciones que se hayan obtenido para juveniles y adultos, comparándolas con las ecuaciones (20) y (21), para obtener ecuaciones para $\gamma_{j_i}(t)$, $d_{j_i}(t)$, $\gamma_{a_i}(t)$ y $d_{a_i}(t)$. En cada caso se obtendrán tantos valores como años dure el monitoreo y a estos valores se les calcula la media y la desviación. Tener en cuenta esta desviación en los parámetros en el modelo implica introducir, de alguna manera una estocasticidad demográfica (Morris y Doak, 2000).